

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PAR

FENG Yen-An

1^{re} THÈSE. — Recherches cytologiques sur la caryocinèse, la spermatogénèse et la fécondation chez les Caprifoliacées (En particulier sur la présence de centrosomes présidant à la caryocinèse dans les *Lonicera*).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 3 MARS 1934, devant la Commission d'examen

Président : M. P.-A. DANGEARD.

Examineurs : { M. BLARINGHEM.
M. COMBES.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUBE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1934

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

PAR

FENG Yen-An

1^{re} THÈSE. — Recherches cytologiques sur la caryocinèse, la spermatogénèse et la fécondation chez les Caprifoliacées (En particulier sur la présence de centrosomes présidant à la caryocinèse dans les *Lonicera*).

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le

1934, devant la Commission d'examen

Président : M. P.-A. DANGEARD.

Examineurs : { M. BLARINGHEM.
 { M. COMBES.

PARIS

IMPRIMERIE DE LA FACULTÉ DE MÉDECINE

JOUBE & C^{ie}, ÉDITEURS

15, RUE RACINE, 15

1934

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

MM.

Doyen honoraire . . . M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique]du globe.

<i>Professeurs honoraires</i>	H. LE CHATELIER.	LÉON BRILLOUIN.
	H. LEBESGUE.	E. GOURSAT.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.
	A. LEDUC.	GUILLET.
	EMILE PICARD.	PÉCHARD.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.

PROFESSEURS

P. JANET. T	Electrotechnique générale.	G. BRUHAT	Physique.
G. BERTRAND . . . T	Chimie biologique.	E. DARMOIS . . .	Physique.
M ^{me} P. CURIE . . . T	Physique générale.	A. DEBIERNE . . .	Radioactivité.
M. CAULLERY . . . T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DUFOUR T	Physique (P. C. N.).
G. URBAIN T	Chimie générale.	L. DUNOYER. . . .	Optique appliquée.
Emile BOREL. . . . T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND T	Botanique (P. C. N.)
L. MARCHIS T	Aviation.	M. JAVILLIER. . .	Chimie biologique.
Jean PERRIN . . . T	Chimie physique.	L. JOLEAUD. . . .	Paléontologie.
H. ABRAHAM . . . T	Physique.	ROBERT-LÉVY . . .	Zoologie.
E. CARTAN T	Géométrie supérieure.	H. MOUTON. . . .	Chimie physique.
M. MOLLIARD . . . T	Physiologie végétale.	F. PICARD.	Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE . . . T	Physiologie générale.	Henri VILLAT. . . T	Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT. . . . T	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	Ch. JACOB. T	Géologie.
A. COTTON T	Physique.	P. PASCAL. T	Chimie minérale.
J. DRACH. T	Analyse supérieure.	M. FRÉCHET. . . . T	Calcul des Probabilités et Physique mathématique.
Charles FABRY. T	Physique.	E. ESCLANGON. . . T	Astronomie.
Charles PÉREZ. T	Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS.	Chimie organique.
Léon BERTRAND. T	Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN T	Mécanique physique et expérimentale.
E. BLAISE. T	Chimie organique.	FOCH	Mécanique expérimentale des fluides
R. LESPIEAU . . . T	Théories chimiques.	PAUTHENIER. . . .	Physique (P. C. N.).
P. PORTIER. . . . T	Physiologie comparée.	De BROGLIE. . . . T	Théories physiques.
E. RABAUD. . . . T	Biologie expérimentale.	CHRÉTIEN.	Optique appliquée.
P.-A. DANGEARD T	Botanique.	P. JOB	Chimie générale.
V. AUGER. T	Chimie appliquée.	LABROUSTE	Physique du Globe.
M. GUICHARD. . .	Chimie minérale.	PRENANT	Zoologie.
Paul MONTEL. . . T	Mécanique rationnelle.	VILLEY	Mécanique physique et expérimentale.
P. WINTREBERT. T	Anatomie et histologie comparées.	BOHN	Zoologie (P. C. N.).
L. BLARINGHEM. T	Botanique.	COMBES.	Sciences naturelles (P. C. N.).
O. DUBOSQ. . . . T	Biologie maritime.	GARNIER	Mécanique rationnelle.
G. JULIA. T	Mécanique analytique.	PÉRÈS.	Mécanique des fluides.
C. MAUGUIN. . . . T	Minéralogie.	HACKSPILL	Chimie (P. C. N.).
A. MICHEL-LÉVY	Pétrographie.	LAUGIER.	Physiologie générale.
H. BÉNAUD T	Mécanique expérimentale des fluides.	TOUSSAINT	Technique Aéronautique.
A. DENJOY T	Calcul différentiel et calcul intégral.	M. CURIE	Physique (P. C. N.).
L. LUTAUD T	Géographie physique et géologie dynamique.	G. RIBAUD. T	Hauts températures.
Eugène BLOCH . . T	Physique théorique et physique céleste.	CHAZY	Mathématiques.
		GAULT	Chimie (P. C. N.).
		CROZE	Physique.
		DUPONT	Chimie (P. C. N.).

Secrétaire..... A. PACAUD.

Secrétaire honoraire... D. TOMBECK.



Recherches cytologiques sur la caryocinèse, la spermatogénèse et la fécondation chez les Caprifoliacées.

(En particulier sur la présence de centrosomes
présidant à la caryocinèse dans les *Lonicera*).

par FENG Yen-An.

PRÉFACE

Nous avons exposé dans un précédent travail les résultats de nos premières recherches sur les centrosomes des *Lonicera* ; dans ce mémoire nous exposons les nouveaux résultats que nous avons obtenus sur ce sujet.

Nous tenons particulièrement à exprimer notre profonde gratitude envers notre maître, M. le Professeur P.-A. DANGEARD pour l'accueil si bienveillant que nous avons reçu dans son laboratoire, à la Sorbonne, et surtout pour les précieux conseils qu'il nous a prodigués.

Nous remercions vivement, en particulier, M. P. GAVAUDAN qui a sacrifié beaucoup de temps pour corriger ce mémoire, et qui nous fit profiter de maints renseignements utiles à nos recherches.

Nos remerciements vont également à MM. GUINET, jardinier en chef au Muséum de Paris, et CLÉMENCET auxquels nous devons une partie de nos matériaux de recherches, ainsi qu'à MM. KUHNER et BUCHET, assistants, RAYMOND, CHOW, SZYMANEK, camarades de laboratoire, pour les renseignements que nous avons trouvés auprès d'eux.

Nous n'oublions pas de remercier M. Liou Ho, Directeur de la Mission universitaire franco-chinoise de Chine en France, pour la sympathie qu'il nous a témoignée et les facilités qu'il nous a données pour notre travail.

INTRODUCTION

Les auteurs s'accordent pour admettre l'existence de centrosomes participant aux phénomènes de division nucléaire dans les cellules des animaux et des végétaux inférieurs. En effet, nombreux sont les cytologistes qui ont observé des centrosomes ou des blépharoplastes dans les Gymnospermes (HIRASE [56-59], IKENO [61]) ; les Cryptogames vasculaires (SHARP [84]) ; les Muscinées (ALLEN [1]) ; les Hépatiques (IKENO [62], SHARP [84], GAVAUDAN [34]) ; les Chlamydomonadinées (P.-A. DANGEARD [16]). Au contraire l'existence des corps centraux est encore vivement discutée chez les Phanérogames angiospermes.

GUIGNARD [44, 46, 47 et 48] a décrit le premier des centres attractifs chez des Angiospermes tels que *Lilium*, *Nymphaea alba*, *Nuphar luteum*, *Limodorum abortivum*, etc... Cependant les observations de ce savant n'ont pas entraîné la conviction de la majorité des cytologistes si bien que l'absence de centrosomes chez les Angiospermes est généralement admise à la suite de nombreux travaux dont en particulier ceux de FARMER [29], STRASBURGER [86], KOERNICKE [67], etc...

Mais les résultats négatifs n'apportent pas toujours une preuve suffisante de l'inexistence d'un phénomène ou d'une structure ; s'il est possible que l'on ne retrouve pas les sphères attractives décrites par GUIGNARD chez diverses plantes, s'il était même démontré qu'elles n'existent pas chez beaucoup d'Angiospermes, il reste toujours une chance de découvrir ces centrosomes à titre d'exceptions dans

quelques familles insuffisamment étudiées jusqu'ici à ce point de vue.

Nous développons dans ce mémoire les résultats de nos recherches effectuées sur l'existence de centrosomes chez les Angiospermes dont l'essentiel a été consigné dans notre précédent travail. Ayant rencontré pour la première fois des centrosomes typiques dans certaines cellules du *Lonicera alpigena* [31], nous avons systématiquement recherché la présence de ces organites dans un grand nombre d'espèces du même genre : *L. myrtilloides* Purpus, *L. Xylosteum* L., *L. Caprifolium* L., *L. Glehnii* F. Schmidt. Dans tous ces *Lonicera*, nous avons pu constater la présence de corpuscules centraux [32].

Nous démontrons maintenant la réalité de l'existence de ces centres chez ces plantes, avec plus de détails, et en ajoutant les résultats des nouvelles recherches que nous avons poursuivies pour mettre ces centrosomes en évidence dans une autre espèce, *L. Periclymenum* L., ainsi que dans la division homotypique du noyau de certains jeunes grains de pollen chez les *L. alpigena*, *L. Xylosteum*, *L. myrtilloides* et dans la spermatogenèse.

TECHNIQUE (1).

Avant d'exposer les méthodes de fixation et de coloration que nous avons utilisées, nous dirons quelques mots sur le choix du matériel pour les recherches sur la caryocinèse réductrice ou somatique chez les Phanérogames angiospermes.

Les *Lonicera* sont des plantes de pleine terre. Pendant la saison froide, les boutons floraux sont en vie ralentie et presque tous les noyaux sont à l'état de repos ; aussi est-il difficile à cette époque d'étudier la mitose de ces plantes, car lorsqu'on amène la température au degré favorable, toutes les divisions nucléaires s'avancent assez rapidement pour qu'il faille donc faire le prélèvement avec une grande hâte.

On sait bien que la formation des grains de pollen se produit très précocement, surtout pour nos plantes à petites fleurs, dont les méioses des cellules-mères polliniques ne se produisent que dans les jeunes microsporangées appartenant à des boutons de fleurs à peine formés ; par conséquent, il faut commencer à prendre ces derniers de bonne heure. Le plus simple pour obtenir tous les stades des divisions réductrices d'une espèce, est de choisir des boutons de fleurs de toutes tailles en séries, c'est-à-dire, de plus en plus gros pour les traiter par les agents fixateurs.

1. Nous ne dirons rien des opérations bien connues de lavage, déshydratation et inclusion. Les coupes ont été faites à des épaisseurs variant de 7,5 μ à 10 μ .

A. — FIXATION.

Nous avons essayé un grand nombre de fixateurs classiques, soit pour les images nucléaires, soit pour la conservation du cytoplasme ; mais, notre seul but s'étant rapidement circonscrit à la recherche des divisions nucléaires qui se produisent avec le concours de centrosomes, nous avons donc utilisé les fixateurs à base d'acide acétique, chromique et picrique, tels que les liquides de Nawaschin et de Bouin, etc... Ces derniers fixateurs que nous avons employés, ne permettent la mise en évidence de l'appareil central que dans certaines cellules méiotiques et somatiques des *Lonicera*, et non dans les autres. Nous avons tenté de nombreuses modifications de formules dans l'espoir d'obtenir une fixation homogène de toutes les cellules ; mais, nous n'avons obtenu que le même résultat. Nous verrons dans les conclusions comment on peut interpréter cet échec. Il est inutile de décrire toutes les expériences réalisées avec ces mélanges ; nous exposerons seulement quelques réactifs principaux.

Liquide de Nawaschin.

Nous avons très souvent employé ce fixateur, dont la formule est la suivante :

Acide chromique à 1 %.....	10 cme.
Formol à 40 %	4 —
Acide acétique cristallisable	1 —

Remarquons que ce fixateur est environ trois fois plus riche que le Bouin en acide acétique et qu'il nous a d'ailleurs donné de meilleurs résultats. Nous avons fixé le matériel dans ce mélange pendant 24 heures, lavé à l'eau courante de 4 à 18 heures, avant la déshydratation. Ce liquide détruit beaucoup plus parfaitement les cytosomes, en montrant des figures nucléaires à fond cytoplasmique net

et propre ; il permet la coloration du ou des centrosomes auréolés situés auprès du noyau, ou chacun à un pôle fusorien, dans certaines cellules méiotiques et somatiques des *Lonicera* ; enfin il laisse voir quelquefois des stries qui constituent les asters dans certaines méta-anaphases hétérotypiques des cellules-mères des grains de pollen du *L. alpigena*. La plupart de nos figures ont été dessinées d'après cette fixation, après coloration à l'hématoxyline de Heidenhain, suivie ou non de l'éosine.

Nous indiquerons une formule personnelle de liquide de Nawaschin dont la composition est modifiée comme suit.

Acide chromique à 1 %.....	10 cmc.
Solution aqueuse saturée d'acide picrique.....	10 —
Formol à 40 %.....	8 —
Acide acétique cristallisable	2 —

Le matériel a été traité par ce mélange de même que précédemment, et il nous a donné des résultats identiques. Une partie de nos dessins est due à l'usage de ce nouveau fixateur.

Fixateur de Bouin et Bouin-Hollande.

Nous avons rarement fait usage des liquides de Bouin et Bouin-Hollande, qui comme le Nawaschin détruisent le chondriosome, précipitent parfois faiblement le vacuome et conservent le ou les centrosomes dans certaines cellules chez les *Lonicera* ; quelques figures de nos planches sont dessinées d'après des préparations de matériel fixé par le liquide de Bouin (1).

En outre, nous avons essayé le picroformol (sans acide acétique) du Bouin avec *L. alpigena* ; il conserve des gra-

1. Nous en rappelons la formule :

Solution aqueuse saturée d'acide picrique	120 parties
Formol du commerce.....	20 —
Acide acétique cristallisé	4 —

nules cytoplasmiques (plastidome et cytome entiers ou fragmentaires) qui pourraient être confondus avec les centrosomes. Nous n'avons jamais dessiné d'images obtenues par ce fixateur.

Liquide de Helly.

Nous avons aussi essayé les fixateurs à base de sublimé, comme le liquide de Helly, qui permettent de mettre en évidence des centrosomes, aux pôles du fuseau, dans certaines méta-anaphases hétérotypiques de quelques cellules-mères polliniques du *L. alpigena*, par exemple ; mais ce fixateur conserve aussi diverses inclusions du cytoplasme, des précipités vacuolaires, etc., qui empêchent de distinguer les centrosomes, et rendent les stries fusoriales moins nettes ; nous n'avons donc pas reproduit ici les images obtenues avec ce liquide. La formule est :

Eau distillée	100 cmc.
Bichromate de K.....	2 gr. 5
Sublimé.....	5 gr.

Au moment de s'en servir, on ajoute 1 cmc. de formol à 40 % pour 9 cmc. de ce mélange.

Liquide de Flemming fort.

Solution d'acide osmique à 1 %	8 vol.
Solution d'acide chromique à 1 %	15 —
Acide acétique cristallisé.....	1 —

On a essayé la formule ci-dessus, d'une part ; sans acide acétique cristallisé, d'autre part. Cela donne souvent dans le cytoplasme des granules qu'on pourrait confondre avec l'appareil centrosomique, malgré que ce dernier ait toujours une auréole claire caractéristique.

Fixateur de Regaud IV.

On sait que ce fixateur conserve presque tous les éléments cytoplasmiques et qu'il offre des images décevantes pour étudier les centrosomes.

Durée de la fixation 8 jours pour le mélange suivant :

Bichromate de potassium 3%.....	8 parties
Formol à 40 %	2 —

Puis, mordantage de 15 jours dans le bichromate de potassium à 3 %.

B. — COLORATION.

Les coupes, ayant été déparaffinées, ont été presque toujours colorées à l'hématoxyline de Heidenhain suivie ou non de l'éosine, quelquefois de vert lumière ; quelques autres colorations ont été essayées à la suite.

Hématoxyline de Heidenhain.

Les coupes ont été mordancées, durant 4 à 24 heures, dans la solution d'alun de fer et d'ammoniaque à 4 %, puis rapidement lavées à l'eau, enfin, transportées et séjournant de 4 à 24 heures dans l'hématoxyline de Heidenhain :

Hématoxyline	0,5 ou 1 gr.
Glycérine	10 cme.
Alcool à 95°	10 —
Eau distillée	80 —

Après ce bain, nous avons lavé légèrement les coupes avant la différenciation très progressive dans la solution d'alun de fer et d'ammoniaque à 2 ou 3 %. Après différenciation, nous avons fait parfois une coloration de fond supplémentaire en plongeant les coupes 2 ou 3 minutes

dans un bain d'éosine en solution aqueuse à 0,5 %, ou quelquefois rapidement dans le vert lumière concentré dans un alcool à 95°, avant le montage au baume du Canada.

Autres colorations.

Nous avons essayé plusieurs autres colorations, comme la triple coloration de Strasburger (4), double coloration fuchsine acide vert lumière ou safranine vert lumière etc., donnant souvent de belles images, mais moins nettes que l'hématoxyline ; aussi n'en conseillons-nous pas l'emploi.

C. — GERMINATION DES GRAINS DE POLLEN
EN MILIEU ARTIFICIEL.

En vue de la germination des grains de pollen, nous avons procédé, au Laboratoire, à une température oscillant de 19° à 25°, à une série d'expériences en milieu sucré (de 7 à 12 gr. de glucose, pour 100 cmc. de liquide de Ringer (2), ou d'eau distillée pure ou légèrement gélatinée) ; mais nous n'avons pas réuni les conditions optima. Dans nos milieux sucrés, certains grains de pollen ne germèrent que légèrement, les autres éclatèrent au bout d'un certain temps en perdant leur contenu sous la forme d'un boudin sinueux dans lequel nous avons cependant trouvé les deux noyaux mâles transformés normalement en spermatozoïdes et le noyau végétatif dégénéré.

Nous avons fixé au Nawaschin, toutes les heures, des boyaux polliniques imparfaits, après un séjour de deux heures, des grains de pollen dans le liquide de Ringer à

1. Voir DOP et GAUTIÉ [20], *Manuel de Tech. Bot.*, 2^e édit., p. 179.

2. Liquide de Ringer :

Chlorure de sodium	6 gr.
Chlorure de potassium.....	0 gr. 755
Chlorure de calcium.....	0 gr. 10
Bicarbonate de sodium	0 gr. 10
Eau distillée	1.000 gr.

10 % de glucose, en chambre humide. La fixation a été faite sur lames et suivie de coloration à l'hématoxyline de Heidenhain ; nous avons réussi à saisir les processus réguliers de la formation des spermatozoïdes dans ces boyaux polliniques ; la description de ces phénomènes fait l'objet d'une partie spéciale de ce mémoire.

PREMIÈRE PARTIE

Étude de la caryocinèse.

I

Division réductrice dans les cellules-mères du pollen et division du noyau du pollen dans les *Lonicera* et le *Viburnum Tinus*.

On sait bien que le noyau des cellules-mères définitives des grains de pollen se divise pour donner naissance à des noyaux sexuels mâles ; la prophase de la première mitose hétérotypique pendant laquelle s'effectue la réduction chromatique dure beaucoup plus longtemps que les phases homotypique et somatique. L'aspect de la chromatine nucléaire se modifie peu à peu au cours des divers stades prophasiques ; pour mettre ces derniers en série chronologiquement exacte, nous les placerons d'après l'importance de la migration des deux centrosomes-fils, issus, chez les *Lonicera*, de la bipartition du centrosome-père, situé dans le cytoplasme au voisinage du noyau à l'état quiescent. En effet les deux centrosomes-fils s'éloignent l'un de l'autre dans le cytoplasme en cheminant le long de la membrane du noyau, pendant toute la longue durée de la prophase. Au moment où ils arrivent aux pôles du noyau, les chromosomes sont formés, c'est-à-dire que la prophase est terminée. La description de cette prophase hétérotypique chez les *Lonicera* nous servira de modèle pour diviser celle du *Viburnum Tinus* qui s'effectue sans la présence de centrosomes.

I. — *LONICERA*

Nous avons étudié en détail six espèces de ce genre que nous avons déjà nommées plus haut. Dans ces plantes nous avons pu constater la présence de centrosomes typiques, surtout chez le *Lonicera alpigena* qui possède quelquefois en même temps des asters dans certaines cellules-mères des grains de pollen. Pour ne pas allonger inutilement ce mémoire et afin d'éviter la répétition des mêmes mots, nous allons prendre tout d'abord pour exemple cette dernière espèce, et passerons rapidement sur les autres.

1. *Lonicera alpigena* L.

Nous avons bien étudié le *Lonicera alpigena* à partir du noyau quiescent des cellules-mères définitives polliniques jusqu'aux grains de pollen formés ; nous avons trouvé dans certains d'entre eux des centrosomes et des asters ; de plus, nous avons observé deux modes d'isolement des jeunes grains de pollen. Le premier mode est normal, et les cloisons, comme chez la plupart des Dicotylédones, ne se forment simultanément qu'à la fin de la seconde division méiotique. Le second mode est atypique : quand la division hétérotypique est terminée, une plaque cellulaire se constitue entre les deux noyaux-fils qui se divisent une seconde fois dans deux compartiments, comme chez la plupart des Monocotylédones. Nous allons décrire d'abord le premier mode normal, et nous dirons ensuite quelques mots du second mode atypique. L'existence simultanée de ces deux modes de division chez une même Phanérogame angiosperme est rare ou inconnue, pensons-nous.

A. — Noyau quiescent et division hétérotypique des cellules-mères des grains de pollen.

a) NOYAU QUIESCENT (Bipartition du centrosome-père).

Les jeunes cellules-mères définitives des grains de pollen sont facilement reconnaissables et les trois assises, mécanique, transitoire et nourricière, qui les enveloppent, sont

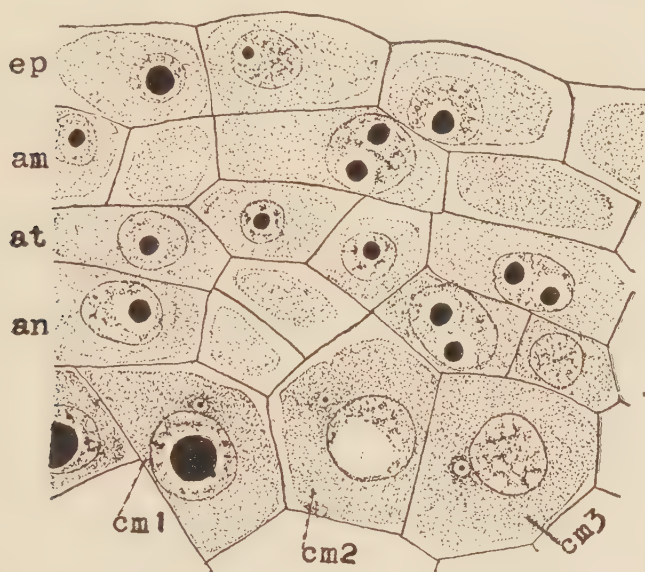


FIG. 1. — Fragment de l'anthère du *Lonicera alpigena* : ep. épiderme ; am. assise mécanique ; at. assise transitoire ; an. assise nourricière ; cm. 1, 2, 3, cellules-mères définitives de jeune âge, chacun avec un centrosome-père au voisinage du noyau au repos (Gro. = 1.700 $\times$).

complètement formées. Les cellules-mères se distinguent de toutes les cellules de ces assises par leur volume plus grand et leur cytoplasme plus dense (Fig. 1).

A ce moment, leurs dimensions sont d'environ 11 μ , et l'ensemble de leur cytoplasme est encore une masse polyédrique qui deviendra arrondie ou ovoïde, quand les cellules

seront parvenues à l'état adulte. Leur noyau quiescent mesurant de 5 à 6 μ possède un grand nucléole parfois bourgeonné et un appareil réticulo-filamenteux, en général peu net et très peu chromophile. On voit quelquefois *dans le voisinage et à l'extérieur* de la membrane nucléaire, un corpuscule sphérique uniformément coloré en noir de jais, par l'hématoxyline, mesurant environ 0 μ 6 de diamètre et situé au centre d'une auréole claire dont le cytoplasme limitrophe semble quelquefois être plus dense : c'est un centrosome caractérisé avec la sphère attractive qui l'entoure (cm. 1, 2 et 3, Fig. 1 et Fig. 1, Pl. I). Le centrosome, à ce stade, est moins facile à mettre en évidence, parce que la zone claire périphérique est assez mince, et si l'on ne consulte pas les stades suivants, on le prendra pour un granule cytoplasmique quelconque.

Au fur et à mesure que la cellule-mère s'accroît, le noyau grossit, ainsi que le centrosome qui cependant garde toujours les caractères d'un corpuscule sphérique, coloré en noir par l'hématoxyline et entouré d'une auréole hyaline. A un moment donné, le corpuscule central semble atteindre sa dimension maximum (0 μ 9, sans l'auréole), en présentant encore la forme primitive (Fig. 2, Pl. I) ; mais il va bientôt se diviser. A ce moment-là, le noyau est encore à l'état quiescent, le diamètre nucléaire est de 7 μ et la grandeur de la cellule-mère d'environ 15 μ .

Les phénomènes de cette division sont simples et se succèdent rapidement : le centrosome, que l'on peut appeler ici le centrosome-père, s'allonge, devient elliptique et atteint la longueur d'1 μ (Fig. 3, Pl. I) ; il s'amincit en son milieu, en prenant la forme d'une haltère (Fig. 4, Pl. I). Enfin, la séparation se produit, et il y a dès lors deux centrosomes-fils égaux, beaucoup plus petits que le précédent qui leur a donné la naissance, également colorés de façon intense ; ils sont localisés côte à côte, dans la même zone hyaline primitive, qui s'allonge (Fig. 5, Pl. I) et se partage en deux, quand les centrosomes-fils s'éloignent l'un de

l'autre. A ce moment-là chaque centrosome se trouve au centre d'une nouvelle zone claire.

Ce phénomène si simple de la bipartition centrosomique se produit très précocement dans le cytoplasme au voisinage du noyau quiescent, qui doit se diviser plus tard. Les deux centrosomes-fils s'étant formés, s'écartent l'un de l'autre en demeurant au voisinage de la membrane nucléaire, et conservant leur faible dimension primitive ($0 \mu 6$) jusqu'au stade méta-anaphasique, où ils grandiront en préparant leur nouvelle bipartition pour présider à la division nucléaire homotypique ; cependant la cellule-mère et le noyau augmentent de volume et la chromatine réticulée-filamenteuse se transforme petit à petit en filaments fins, devenant peu à peu chromophiles.

b) PROPHASE HÉTÉROTYPIQUE (Eloignement des deux centrosomes-fils).

Lorsque la cellule-mère est parvenue à sa taille adulte (variant de 25 à 30 μ), le noyau atteint son volume maximum (environ 13 μ), et se place dans la cellule, dans une position centrifuge ou centripète.

Entre temps, la chromatine, qui était sous la structure réticulée-filamenteuse, se constitue en filaments et devient plus chromophile et plus nette qu'auparavant : c'est le début de la prophase. Les corpuscules centraux continuent à s'éloigner l'un de l'autre pour gagner deux points du noyau diamétralement opposés. Ces centrosomes sont dès lors, situés chacun dans un appareil constitué par une zone interne chromophobe et claire, et une zone externe plus chromophile (teinte en rose pâle ou en vert pâle, selon la coloration de fond supplémentaire) que le cytoplasme ambiant ; les sphères attractives ainsi constituées, sont très typiques et les centrosomes sont bien caractérisés, aussi on ne peut les prendre pour des granulations cytoplasmiques ou vacuolaires qui, d'ailleurs, n'existent pas dans nos préparations obtenues par des fixateurs nucléaires.

Nous avons mesuré la taille des sphères attractives qui est de $1\ \mu\ 3$ et celle des corps centraux de $0\ \mu\ 6$ tandis que la distance entre ces deux derniers ne dépasse pas $1\ \mu$ (Fig. 6, Pl. I).

Les filaments nucléaires s'allongent et s'amincissent peu à peu en forme de fils assez grêles, en se pelotonnant sur eux-mêmes dans un coin du noyau, à l'opposé ou près du nucléole, et constituant une masse plus ou moins serrée et complexe, flanquée de quelques nodules chromatiques plus colorables (éléments prochromosomiques) ; le noyau est parvenu au stade spécial, dit synapsis, qui caractérise la prophase hétérotypique. Les deux centrosomes-fils auréolés s'écartent l'un de l'autre auprès du noyau et la distance entre eux dépasse $2\ \mu$ (Fig. 7, Pl. I).

À un stade plus avancé, les filaments du noyau sont encore pelotonnés ensemble, mais ils sont devenus un peu plus gros, et les espaces entre eux sont plus ou moins visibles, car la masse filamenteuse se déroule à mesure. Les deux sphères attractives et leur centrosome sont éloignées l'une de l'autre de $3\ \mu$ environ (Fig. 8, Pl. I).

Puis, les filaments nucléaires sinueux continuent à se dérouler en occupant une grande partie de la cavité du noyau et en grossissant, tandis que les deux sphères s'écartent l'une de l'autre de plus de $3\ \mu$ (Fig. 9, Pl. I).

Au fur et à mesure que les filaments chromatiques s'épaississent, ils se raccourcissent et s'enroulent de nouveau : c'est la seconde contraction. Ce stade diffère du stade synapsis par des filaments chromatiques plus gros, une chromophilie plus forte, et enfin un éloignement plus important ($4\ \mu$) des deux sphères attractives (Fig. 10, Pl. I).

La figure 11 de la planche I montre le relâchement des filaments contractés et les centrosomes encore plus écartés ($5\ \mu$) toujours situés chacun dans une zone hyaline, avec une zone externe plus foncée ; mais cette dernière va bientôt disparaître.

Les filaments continuent ensuite à s'allonger en deve-

nant plus épais et plus zigzagants et en occupant peu à peu toute la cavité du noyau. De plus on voit à ce moment autour de la membrane nucléaire, des fibrilles rayonnantes plus ou moins nombreuses ; elles sont à peu près rectilignes, et ressemblent à celles des asters et du fuseau, qui apparaissent à la métaphase et disparaissent à la télophase ; elles pourraient se constituer, pensons-nous, aux dépens de ces fibres divergentes du noyau que l'on décrira plus loin. Dès cet instant, la zone externe chromophile de chaque sphère attractive ne se voit plus, et les centrosomes se trouvent seulement au centre d'une seule zone hyaline, comme dans leur état primitif au voisinage du noyau quiescent. Les centrosomes progressent entre les stries, à la périphérie et toujours à l'extérieur du noyau.

Cette disparition de la zone externe des deux sphères attractives se produit juste au moment de l'apparition des fibrilles rayonnantes du noyau. On pourrait se demander dans quelle mesure ces phénomènes sont reliés.

Enfin, les filaments du noyau auréolé de fibrilles se segmentent en donnant des tronçons chromosomiques plus ou moins longs et très chromophiles qui donnent les chromosomes. A ce stade, il y a parfois plusieurs nucléoles, et les deux corpuscules centraux sont éloignés de plus de $8\ \mu$ (Fig. 12, Pl. I).

Les tronçons chromosomiques changent de forme pour donner à la fin de la prophase les chromosomes qui sont des petits bâtonnets lisses et homogènes. Nous en avons compté 16, c'est-à-dire moitié moins que dans la division somatique. Le noyau au milieu de sa couronne de stries divergentes s'aplatit peu à peu en prenant une forme ellipsoïdale, tandis que les deux centrosomes-fils gagnent les pôles (Fig. 13, Pl. I). Quand ces deux derniers arrivent aux pôles du noyau, la membrane nucléaire disparaît et les nucléoles ne sont plus visibles. Nous supposons qu'à ce stade, les fibrilles rayonnantes du noyau peuvent être attirées par les deux sphères attractives qui président d'une

part à la formation des asters, et d'autre part à celle des stries qui pénètrent dans la cavité nucléaire et constituent le fuseau : en effet la figure achromatique apparaît bientôt.

c) MÉTAPHASE ET ANAPHASE HÉTÉROTYPIQUES.

Entre la prophase et la métaphase, le noyau est réduit à un fuseau dont les deux extrémités sont occupées par deux appareils centraux, entre lesquels se disséminent les chromosomes et des stries à peine visibles et très peu nombreuses. Ces stries vont, les unes vers l'intérieur, les autres vers l'extérieur, montrant une ébauche de la figure achromatique (Fig. 14, Pl. I) qui paraît plus nette aux stades suivants.

A la métaphase, dans certaines cellules-mères des grains de pollen du *L. alpigena*, les fibres rayonnantes ont pour origine les sphères attractives, situées l'une en face de l'autre et constituant deux asters opposés entre lesquels se trouve le fuseau (Fig. 16, Pl. I). Dès lors la figure achromatique est plus caractéristique et ressemble parfaitement à celle que l'on connaît bien chez les animaux et les plantes inférieures. Les deux centrosomes auréolés sont placés chacun au centre de l'un des deux asters, dont les stries se rencontrent au milieu du fuseau qu'elles semblent constituer. Les deux centrosomes conservent encore leur petite taille résultant de la bipartition du centrosome-père, pendant que le noyau était à l'état quiescent. Chacun d'eux est toujours sous l'aspect d'un corpuscule sphérique et fortement coloré en noir de jais par l'hématoxyline. Les fibrilles astériennes se distinguent du cytoplasme par leur chromophilie un peu plus forte. Elles prennent une teinte rose pâle, ou vert pâle, si la coloration à l'hématoxyline est suivie d'éosine, ou de vert lumière. Assez souvent les fibrilles de la périphérie du fuseau sont rapprochées et soudées en travées plus grosses. Les seize chromosomes (Fig. 17, Pl. I) se disposent d'abord dans le fuseau, puis se groupent au milieu, en constituant la plaque équatoriale

où ils se divisent ensuite, chacun par section transversale, en deux groupes.

Les deux groupes chromosomiques se séparent normalement à l'anaphase en quittant l'équateur et en se dirigeant vers les deux pôles du fuseau. Quelques fibrilles persistent, reliant les deux pôles ; d'autres n'arrivent pas jusqu'au centre du fuseau, et l'on voit parfois un espace clair entre les deux groupes de chromosomes. Les deux centrosomes peuvent augmenter peu à peu de volume de bonne heure ; on voit deux asters, un seul ou pas d'asters (Fig. 18, Pl. I, et Fig. 1, Pl. II).

A la fin de l'anaphase, les chromosomes se rapprochent des pôles, où ils se tassent souvent en deux masses denses. A ce stade, les deux centrosomes sont difficiles à retrouver, car ils sont fréquemment masqués par les amas de chromosomes. Mais nous sommes très heureux d'avoir rencontré des figures dans lesquelles les deux masses chromosomiques ne sont pas au contact des corps centraux tandis que les asters semblent disparaître (Fig. 2, Pl. II).

d) TÉLOPHASE HÉTÉROTYPIQUE.

Au début de la télophase, la membrane nucléaire apparaît autour de chaque groupe de chromosomes qui donnent des filaments sinueux, de chromophilie différente, tandis que les nucléoles réapparaissent. Les deux noyaux-fils se relient encore par quelques traces des fibrilles de l'ancien fuseau. Les deux centrosomes occupant encore l'emplacement des extrémités du fuseau disparu, ne possèdent plus d'asters depuis la fin de la dernière phase. Leur volume est sensiblement augmenté (Fig. 3, Pl. II).

Les deux nouveaux noyaux d'abord aplatis se gonflent en augmentant de volume, et reprennent parfois la forme sphérique ; les deux centrosomes auréolés se retrouvent chacun dans le voisinage de l'un des deux noyaux-fils, dans les régions correspondant aux extrémités du fuseau disparu.

TABEAU I.

Stades	Dimensions nucléaires	Dispositions centrosomiques	Figures
	5 ou 6 μ	Centrosome-père, unique et sphérique.	et 1, p. I.
Noyau	Environ 7 μ	Centrosome-père grossi. (1 ^{er} stade de bipartition du centrosome-père.)	2, pl. I.
au	Id.	Centrosome-père allongé, elliptique. (2 ^e stade de bipartition du centrosome-père.)	3, pl. I.
repos.	Id.	Centrosome-père en haltère. (3 ^e stade de bipartition du centrosome-père.)	4, pl. I.
	Id.	2 centrosomes-fils formés. (Centrosome-père divisé.)	5, pl. I.
Début de la prophase.	Environ 13 μ (Dimension adulte.)	Migration des deux centrosomes-fils vers les pôles nucléaires, distance entre 2 centres : 1 μ .	6, pl. I.
Synapsis.		Id., distance : 2 μ .	7, pl. I.
2 stades plus avancés.		Id., distance : 2-3 μ .	8 et 9, pl. I.
Seconde contraction.		Id., distance : 4 μ .	10, pl. I.
Stade plus avancé.		Id., distance : 5 μ .	11, pl. I.
Segmentation des filaments nucléaires.		Id., distance : 8 μ .	12, pl. I.
Chromosomes formés.		Les deux centrosomes-fils aux pôles nucléaires opposés.	13, pl. I.
Formation de figure achromatique.		Les deux centrosomes-fils aux pôles de l'ébauche du fuseau.	14, pl. I.
Métaphase.		Les deux centrosomes-fils aux pôles du fuseau, parfois avec les asters.	15 et 16, pl. I.

TABLEAU I (suite)

Stades	Dimensions nucléaires	Dispositions centrosomiques	Figures
Anaphase.		Les deux centrosomes-fils aux pôles du fuseau, parfois avec les asters et ils augmentent de volume.	18, pl. I, et 1, 2, pl. II.
Télophase.		Les deux centrosomes-fils grossis, prêts à se diviser, chacun au pôle externe de l'un des deux noyaux-fils.	3, pl. II.

Dans la plupart des cellules-mères des grains de pollen, les deux noyaux-fils qui se trouvent normalement dans une même cellule, ne seront séparés par des cloisons que plus tard, au moment où la deuxième division homotypique sera complètement terminée ; dans certaines autres, la plaque cellulaire se constitue atypiquement entre ces deux petits noyaux ; nous reviendrons plus loin sur ces faits.

e) CYCLE DE L'ÉVOLUTION CENTROSOMIQUE DEPUIS LE NOYAU AU REPOS JUSQU'À LA FIN DE LA 1^{re} MÉIOSE HÉTÉROTYPIQUE DANS CERTAINES CELLULES-MÈRES DES GRAINS DE POLLEN.

Bien que nous n'ayons pas pu trouver des centrosomes dans toutes les cellules-mères, et que nous n'ayons décrit que peu de stades de la première division hétérotypique, qui est si complexe, il suffit pour démontrer la réalité de l'existence d'un cycle de l'évolution centrosomique de résumer dans un tableau ci-dessus les divers stades successifs de la première méiose des cellules-mères des grains de pollen de *L. alpigena*.

B. — Seconde mitose homotypique.

La mitose des deux noyaux-jumeaux est plus simple et est beaucoup plus rapide que la précédente division hétérotypique qui leur a donné naissance ; dans cette méiose homotypique, les centrosomes sont un peu plus difficiles à retrouver ; néanmoins, nous avons pu les voir dans pas mal de cas.

Les deux noyaux-fils ne tardent pas à se diviser ; leurs filaments chromatiques sinueux, zigzagants, donnent d'abord des aspects de la prophase homotypique ; les deux appareils centraux se présentent comme dans la première méiose, ils se composent toujours chacun d'un corpuscule sphérique entouré d'une zone claire, et se partagent chacun en deux pour aller occuper les deux pôles des deux noyaux-fils (Fig. 4, Pl. II).

Les filaments nucléaires se segmentent d'abord, puis se transforment en chromosomes ; enfin, à la métaphase homotypique il se forme deux fuseaux-jumeaux disposés parallèlement ou perpendiculairement dans la cellule-mère pollinique. Nous avons compté ici le même nombre de chromosomes que dans la division hétérotypique qui précède. Les quatre appareils centraux occupent chacun l'une des quatre extrémités de deux nouveaux fuseaux dans certaines cellules-mères, et les fibrilles constituant les asters sont inconstantes (Fig. 5 et 6, Pl. II).

Dans l'anaphase homotypique, comme dans celle de la dernière division, les chromosomes qui sont à l'équateur de chacun des deux fuseaux, se divisent et se dirigent vers les centrosomes qui se placent aux pôles (Fig. 7, Pl. II).

La membrane apparaît autour de chacun des quatre groupes de chromosomes, qui donnent des filaments moins chromophiles puis forment les quatre petits noyaux.

Vers la fin de la télophase de la deuxième division de la cellule-mère, les deux fuseaux-jumeaux ne disparaissent

pas ; d'ailleurs, des fibrilles commencent à se différencier entre ces derniers et constituent les fuseaux secondaires. Ces fuseaux primaires et secondaires relient ensemble les quatre petits noyaux dans la cellule-mère. Les cloisonnements se produisent ensuite simultanément entre ces quatre nouveaux noyaux, et donnent quatre petites cellules qui sont quatre futurs grains de pollen, ou tétraspores, et le noyau de ceux-ci est auréolé de fibres qui représentent le résidu fibrillaire des anciens fuseaux primaires et secondaires, tandis que la membrane de la cellule-mère se gélifie.

Le centrosome-père se divise deux fois en donnant quatre centrosomes-fils, chaque jeune grain de pollen possède donc un centrosome très chromophile situé au centre d'une auréole hyaline (Fig. 8, Pl. II).

C. — Séparation atypique des tétraspores.

Nous avons exposé le mode régulier de séparation de certaines tétraspores, ou jeunes grains de pollen, de *L. alpigena*, par quadripartition simultanée, comme chez la plupart des Dicotylédones et chez un petit nombre de Monocotylédones ; mais, nous avons observé certaines tétraspores de la même espèce s'isolant par deux bipartitions successives, comme chez la plupart des Monocotylédones et un petit nombre de Dicotylédones. Ces deux modes d'isolement se produisant à la fois chez une même plante sont encore très mal connus. LÉVINE les a rencontrés chez le *Drosera rotundifolia* en 1916 [71], au cours de ses recherches sur les divisions somatique et réductrice de certaines espèces du genre *Drosera*.

A la fin de la télophase de la première méiose hétérotypique de certaines cellules-mères, les deux noyaux-fils étant constitués, on voit se former une plaque cellulaire au milieu du fuseau achromatique (A, Fig. 2).

Puis, les fibrilles fusoriales disparaissent et la cellule-

mère est divisée en deux compartiments dans chacun desquels se divise l'un des deux noyaux-fils (B, C, Fig. 2), et enfin, se forment quatre petits noyaux-fils.

A la fin de la télophase de cette deuxième méiose, les

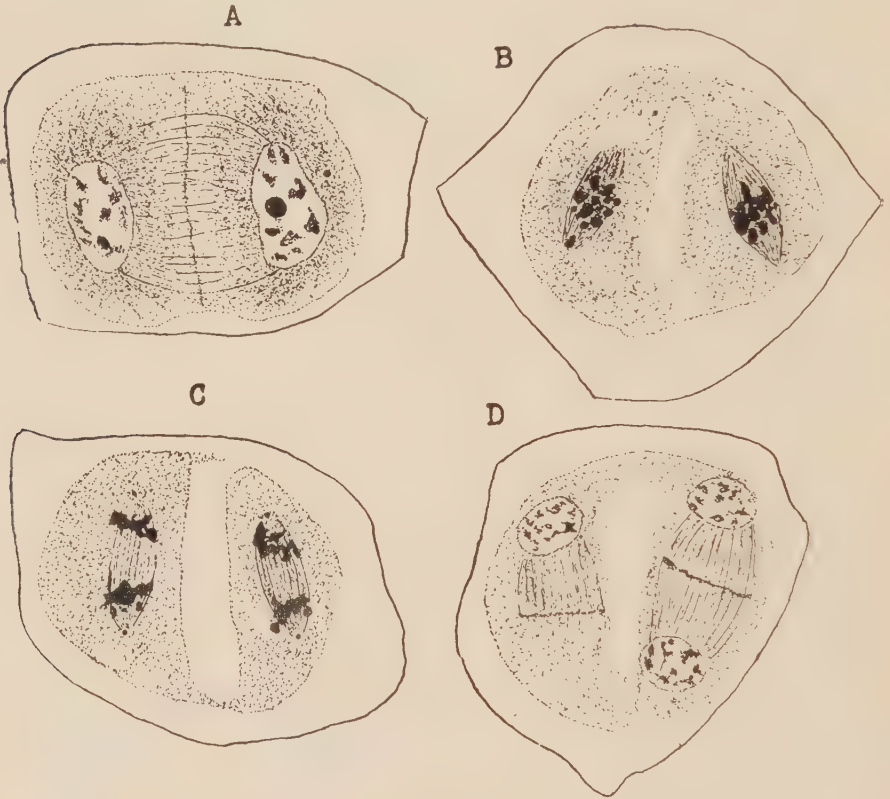


FIG. 2. — Quatre cellules-mères polliniques du *Lonicera alpigena*, montrant deux bipartitions successives d'isolement de certains jeunes grains de pollen : A, 1^{re} cloison parue entre les deux noyaux-fils résultant de la 1^{re} méiose d'une cellule-mère ; B et C, métaphase et anaphase de la 2^e méiose des deux noyaux-fils isolés par la 1^{re} cloison ; D, fin de la 2^e méiose, et la seconde cloison produite (Gro. = 1.700 $\times$).

fuseaux secondaires n'apparaissent pas et une cloison se constitue entre chaque paire de nouveaux noyaux dans deux compartiments (D, Fig. 2) ; dès cet instant, on a quatre petites cellules polliniques et la membrane de la

cellule-mère peut se gélifier parfois précocement. Ainsi, on a donc deux séries de cloisonnements, suivant les deux méioses, au lieu d'une seule séparation à la fin de la seconde division nucléaire.

Le reste du développement de ces jeunes grains de pollen se fait comme chez toutes les Phanérogames angiospermes ; nous avons pu retrouver les centrosomes caractéristiques présidant à la division du noyau qui donne naissance au noyau végétatif et au noyau reproducteur.

D. — Division homotypique du noyau pollinique.

Les jeunes grains de pollen formés sont groupés quatre par quatre et leur noyau auréolé par les stries des anciens fuseaux qui disparaissent ensuite, de structure réticulo filamenteuse, se trouve à l'état de repos. Dans le cytoplasme au voisinage du noyau on retrouve l'appareil central (Fig. 8, Pl. II).

Les grains de pollen grossissent ainsi que leur noyau et leurs membranes s'épaississent de plus en plus. Cependant, le centrosome de chaque jeune pollen se divise en deux autres centrosomes qui s'éloignent l'un de l'autre dans le voisinage et le long de la membrane du noyau, vers les deux pôles nucléaires, lorsque le noyau est encore à l'état quiescent (Fig. 9, Pl. II).

Quand le noyau entre en division, sa taille et celle du grain de pollen atteignent le maximum, le diamètre du premier étant d'environ 10 μ et celui du second, d'environ 41 μ . Les membranes polliniques sont beaucoup plus épaisses ; les vacuoles et surtout la vacuole principale pousse le noyau vers la périphérie. Le grand nucléole devient parfois très volumineux et la chromatine filamenteuse devient progressivement plus nette, avec des nodules plus chromophiles. Cependant les deux centrosomes continuent de s'écarter l'un de l'autre durant la prophase (Fig. 10, Pl. II).

Les filaments chromatiques sinueux et zigzagants se

segmentent en formant 16 chromosomes, en petits bâtonnets, les uns plus longs que les autres, ces derniers sont homotypiques, c'est-à-dire qu'il y en a le même nombre que dans les deux méioses de la cellule-mère. A cet âge, les deux centrosomes sont arrivés aux pôles du noyau ; la membrane et les nucléoles disparaissent et le fuseau achromatique commence à se constituer (Fig. 11, Pl. II).

Nous n'avons pas pu donner de bonnes figures de la métaphase de cette division, car dès cette phase, une des extrémités du fuseau peut se mettre en contact avec la périphérie du cytoplasme, ou l'autre extrémité en contact avec la grande vacuole. L'un des deux centrosomes se dispose donc latéralement ; néanmoins, ces corpuscules centraux sont aussi caractérisés par une auréole claire.

Nous avons pu retrouver aux stades suivants quelques images anaphasiques satisfaisantes, dans lesquelles on voit les centrosomes auréolés aux deux pôles du fuseau, et les chromosomes séparés en deux groupes (Fig. 12, Pl. II).

En outre, on voit fréquemment, à ces derniers stades, des granulations, ou des précipitations, de grandeur inégale, dont la plupart sont dans les vacuoles ; par conséquent on ne peut pas se tromper sur la nature de certaines de ces granulations et les prendre pour des centrosomes car ces derniers sont égaux, beaucoup plus petits, et entourés chacun d'une zone claire (Fig. 12, Pl. II, où l'on peut comparer les corpuscules centraux aux précipitations vacuolaires).

Vers la fin de la télophase, les stries du fuseau disparaissent et une séparation se produit entre les deux petits noyaux à peine formés, en constituant deux cellules inégales à l'intérieur de la membrane pollinique ; la grande, avec une vacuole principale et des vacuoles accessoires, est la cellule végétative, et la petite, de structure moins vacuolaire, qui est la cellule reproductrice mâle. Quant aux deux centrosomes auréolés, issus par la bipartition du centrosome du jeune grain de pollen, ils se retrouvent chacun

dans l'une de ces deux cellules et au voisinage du noyau (Fig. 13, Pl. II).

**E. — Division du noyau reproducteur mâle et formation
des deux noyaux fécondateurs.**

Dès que les deux cellules inégales formées dans le grain de pollen se sont individualisées la plus grande ou cellule végétative augmente de volume par gonflement de sa grande vacuole en repoussant la petite cellule reproductrice, vers la membrane pollinique qui les enveloppe, et en lui donnant une forme lenticulaire. Vue de face elle est donc arrondie (Fig. 14, Pl. II), elliptique vue de profil (Fig. 15, Pl. II).

La chromatine nucléaire de cette cellule reproductrice se présente sous l'aspect d'un réseau filamenteux plus ou moins net dans le noyau quiescent ; dans le cytoplasme et au voisinage de ce noyau, se trouve l'appareil central pourvu d'une zone hyaline et d'une zone foncée (Fig. 14, Pl. II).

Ce centrosome se divise comme d'habitude (Fig. 15, Pl. II).

Le noyau grossit un peu, puis il apparaît 16 chromosomes à la fin de la prophase, stade auquel les deux centrosomes sont aux deux pôles du noyau.

Nous avons examiné plusieurs préparations dans lesquelles nous n'avons pas pu voir les phases suivantes donnant naissance aux deux noyaux fécondateurs.

Au moment où ces deux noyaux sont constitués, ils sont ronds vus de face. Une séparation cytoplasmique apparaît entre eux, semblant diviser la cellule reproductrice en deux petites cellules, et les deux centrosomes auréolés se placent chacun du côté externe de l'un des deux noyaux ; dans la région correspondant à l'un des pôles du fuseau, qui a donné naissance aux deux noyaux fécondateurs (Fig. 16, Pl. II). Vus de côté, ces deux noyaux se superposent et paraissent allongés, chacun dans une petite cel-

lule fusiforme ; les deux centrosomes sont parfois visibles à leur côté (Fig. 17, Pl. II).

Ces deux noyaux fécondateurs sont donc pourvus chacun d'un centrosome, comme les noyaux reproducteurs mâles des Muscinées, des Hépatiques, des Cryptogames vasculaires et des Gymnospermes, en attendant le moment venu où ils se transforment en deux anthérozoïdes pour aller jouer leur rôle unique : la fécondation. Nous avons pu même retrouver un centrosome caractérisé par une auréole en contact avec l'une des extrémités de chaque élément mâle dans certains boyaux polliniques que nous décrirons spécialement dans la prochaine partie concernant la spermatogénèse et la fécondation chez la même plante *L. alpigena*.

Ajoutons, en outre, quelques mots sur la cellule végétative pollinique dont le noyau ne se divise jamais chez les Phanérogames angiospermes. Chez le *Lonicera alpigena*, dans certains pollens, nous l'avons vu augmenter de volume et nous avons assisté à sa division jusqu'à la fin de la prophase montrant 16 chromosomes. Malheureusement, nous n'avons pas observé les stades mitotiques ultérieurs, de sorte que nous ne pouvons dire si cette division aboutit finalement à la constitution de deux nouveaux noyaux dans une même cellule végétative.

2. *Lonicera myrtilloides* Purpus.

Nous avons décrit des phénomènes qui ont trait à l'évolution des centrosomes typiques au cours du développement de certains grains de pollen chez le *Lonicera alpigena*. Nous parlerons de ces centrosomes, dans les autres espèces du même genre qui ne possèdent pas d'asters ; mais les corps centraux trouvés dans certaines cellules-mères polliniques et dans certains pollens de ces plantes sont aussi bien caractérisés que chez le *L. myrtilloides* que nous allons étudier d'abord.

A. — Noyau au repos et 1^{re} méiose des cellules-mères.

Les cellules-mères définitives des grains de pollen du *L. myrtilloides* sont plus petites (environ 9 μ au stade du noyau au repos et environ 20 μ pendant les méioses) que celles du *L. alpigena*. Le centrosome est aussi visible au voisinage du noyau à l'état de repos de certaines de ces cellules-mères encore de petite taille. Il se caractérise comme un corpuscule sphérique, fortement colorable par l'hématoxyline, et contenu dans une zone hyaline formant la sphère attractive, comme le centrosome-père dans le voisinage du noyau au repos des cellules-mères polliniques de la précédente espèce que nous avons décrite ; mais ici, il est plus petit car les cellules-mères sont plus petites (Fig. 1, Pl. IV).

Ce corpuscule auréolé est le centrosome-père dont la bipartition se fait aussi précocement dans le voisinage du noyau quiescent et comme dans la précédente plante décrite. Il augmente d'abord un peu de volume, puis s'allonge et s'étrangle en donnant deux centrosomes-fils, qui s'écartent aussitôt et gagnent les pôles du noyau (Fig. 2, 3, 4, 5, et 6, Pl. IV).

Quand les cellules-mères et leur noyau atteignent leur taille adulte (diamètre du noyau d'environ 10 μ), l'élément nucléaire entre en prophase, en devenant plus chromophile et les deux centrosomes auréolés ne s'éloignent que d'un μ et demi (Fig. 7, Pl. IV).

Cette prophase hétérotypique est complexe. Les filaments chromatiques s'allongent en fins filaments (Fig. 8, Pl. IV) et se pelotonnent en une masse possédant des nodules rugueux plus chromophiles, tandis que les nucléoles occupent souvent l'espace resté libre de la cavité du noyau : c'est un stade synapsis ; les deux centrosomes-fils se sont progressivement éloignés de plus de 4 μ (Fig. 9, Pl. IV). L'écheveau des filaments chromatiques se dévide

en donnant l'aspect d'une série de chapelets de perles (Fig. 10, Pl. IV).

A un stade ultérieur, ils occupent toute la cavité nucléaire, et se dédoublent en montrant des trabécules en zig zag courant d'un bord à l'autre des deux filaments parallèles ; les deux centrosomes-fils se sont sensiblement éloignés l'un de l'autre, jusqu'à une distance de plus de $6\ \mu$ (Fig. 11, Pl. IV). Les filaments dédoublés grossissent et deviennent beaucoup plus chromophiles et homogènes, aussi la structure précédemment décrite devient-elle invisible, ne laissant plus voir que les angles de l'appareil nucléaire en zig zag. A cet instant, on voit aussi autour de la membrane nucléaire des stries rayonnantes qui se présentent analogues à celles du même stade de la prophase hétérotypique des cellules-mères polliniques de *L. alpigena* ; les centrosomes continuent à s'écarter (Fig. 12, Pl. IV).

Les filaments chromatiques se contractent légèrement, se scindent enfin en tronçons chromosomiques qui sont encore zigzagants et fortement colorables ; les uns sont fusiformes et courts, les autres sont plus longs et parfois recourbés. La distance entre les deux centrosomes est de $8\ \mu$ au stade de la seconde contraction, et de plus de $9\ \mu$ (c'est-à-dire que les centrosomes s'approchent des pôles du noyau) au stade de la segmentation des filaments ou de la formation des chromosomes (Fig. 13 et 14, Pl. IV).

Vers la fin de la prophase hétérotypique, les tronçons chromatiques constituent les chromosomes qui sont encore adhérents les uns aux autres, en petites îles dans la cavité du noyau ; les deux corpuscules centraux qui se sont écartés l'un de l'autre, depuis leur naissance, pendant tous les stades précédents, arrivent chacun à un pôle du noyau (Fig. 16, Pl. IV).

Lorsque la membrane nucléaire et les nucléoles disparaissent, des fibrilles fusoriales se forment peu à peu entre les deux centrosomes auréolés, et les chromosomes s'ac-

cumulent vers le centre de la cavité du noyau (Fig. 17, Pl. IV).

A la métaphase, les neuf chromosomes (moitié moins qu'à la division somatique) se disposent à l'équateur où ils se divisent par clivage. Les deux centrosomes sont aux deux extrémités du fuseau achromatique et chacun d'eux est toujours situé au centre de son auréole hyaline caractéristique, bien que dépourvue d'aster (Fig. 18, Pl. IV).

Les deux groupes de chromosomes se portent vers les pôles du fuseau (Fig. 19, Pl. IV). Nous avons souvent obtenu de belles images de ce stade où l'on peut exactement vérifier le nombre de chromosomes (Fig. 20, Pl. IV).

A la télophase, la membrane nucléaire et les nucléoles reparaissent, les chromosomes reconstituent des filaments sinueux et il se forme ainsi deux nouveaux noyaux entre lesquels il n'apparaît pas de cloison cellulaire. Les deux centrosomes occupent près des nouveaux noyaux, la place des anciennes extrémités du fuseau qui disparaît d'ailleurs très tard chez le *L. myrtilloides* (Fig. 21, Pl. IV).

Voir le second tableau, page suivante, résumant le cycle évolutif des centrosomes.

B. — Seconde mitose homotypique.

Durant la prophase, au cours de l'augmentation de volume des deux noyaux issus de la mitose précédente, les deux centrosomes auréolés se divisent chacun en deux nouveaux corpuscules qui s'écartent vers deux points opposés de chacun de ces noyaux (Fig. 22, Pl. IV). Au début de la métaphase, on voit se former les deux fuseaux jumeaux possédant un centrosome à chacune de leurs extrémités (Fig. 23, Pl. IV). Nous avons compté neuf chromosomes à la métaphase et à l'anaphase (Fig. 24 et 25, Pl. IV).

Les quatre nouveaux noyaux sont reliés par les fuseaux

TABEAU II.

Stades	Dispositions centrosomiques	Figures
	Centrosome-père, unique et sphérique.	1, pl. IV.
	Centrosome-père grossi, prêt à se diviser (1 ^{er} stade de bipartition du centrosome-père).	2, pl. IV.
Noyau	Centrosome-père allongé (2 ^e stade de bipartition du centrosome-père).	3, pl. IV.
au	Centrosome-père en haltère (3 ^e stade de bipartition du centrosome-père).	4, pl. IV.
repos.	Deux centrosomes-fils formés.	6, pl. IV.
Début de la prophase.	Migration des deux centrosomes-fils vers les pôles nucléaires, distance entre deux centrosomes-fils : 4 μ et demi.	7, pl. IV.
Stade plus avancé.	Id., distance : 2 μ .	8, pl. IV.
Synapsis.	Id., distance : 4 μ .	9, pl. IV.
Dédoublément des filaments nucléaires.	Id., distance : 6 μ .	11, pl. IV.
Seconde contraction.	Id., distance : 8 μ .	13, pl. IV.
Formation de chromosomes.	Id., distance : 9 μ .	14, pl. IV.
Fin de la prophase.	Arrivée de deux centrosomes-fils aux pôles du noyau.	16, pl. IV.
Formation du fuseau.	Deux centrosomes-fils aux deux pôles de l'ébauche du fuseau.	17, pl. IV.
Méta-anaphase	Deux centrosomes-fils aux deux pôles du fuseau.	18 et 19, pl. IV.
Télophase.	Deux centrosomes-fils grossis, prêts à se diviser, chacun au pôle externe de l'un des deux noyaux-fils.	24, pl. IV.

primaires et secondaires, au milieu desquels se forment les cloisons qui seront les membranes polliniques ; les figures montrent de même l'achèvement de la deuxième mitose. Puis, les nouvelles cloisons se développent peu à peu et se dédoublent en isolant les noyaux, et formant quatre jeunes grains de pollen dont chacun a un centrosome au voisinage du noyau rayonné par le reste des fibrilles des fuseaux. Ce corpuscule central trouvé dans certains de ces jeunes grains de pollen est toujours entouré d'une zone claire. La membrane de la cellule-mère se gélifie tardivement chez le *L. myrtilloides* (Fig. 1, Pl. V).

C. — Méiose du noyau pollinique.

Quand la gélification de la membrane de la cellule-mère se produit, les jeunes grains de pollen sont libérés dans le sac pollinique. Ils grossissent et leur noyau perd ses stries divergentes et redevient nu, tandis qu'ils commencent à augmenter de volume. Cependant, le centrosome auréolé, trouvé dans le voisinage nucléaire de certains jeunes grains de pollen, se divise en deux autres qui s'éloignent aussitôt vers les deux pôles du noyau (Fig. 2 et 3, Pl. V).

Le jeune pollen et son noyau paraissent avoir atteint leur dimension maximum, et la prophase commence semblable à celle de la précédente mitose homotypique ; les deux centrosomes continuent à s'écarter (Fig. 4, Pl. V), et vers la fin de ce stade, ils occupent les deux pôles du noyau, dont les filaments chromatiques sont transformés en longs tronçons chromosomiques (Fig. 5, Pl. V).

Les neuf chromosomes se groupent ensuite à l'équateur du fuseau dont les extrémités sont garnies d'un centrosome auréolé (Fig. 6, Pl. V).

A la télophase, la membrane nucléaire apparaît et on a deux petits noyaux aplatis qui sont reliés par les fibrilles fusoriales ; un des centrosomes se place normalement au pôle externe d'un noyau, et l'autre se dispose souvent laté-

ralement près de l'autre noyau, dont le pôle externe touche fréquemment la périphérie du cytoplasme (Fig. 7, Pl. V).

Dans les trois dernières phases de cette mitose, il y a presque toujours des granules vacuolaires, plus ou moins gros, mais ils sont éloignés du fuseau (Fig. 6, Pl. V) et des deux petits noyaux. La figure 7 de la planche V montre d'ailleurs ces deux noyaux à peine formés dans un cytoplasme beaucoup plus dense, où il n'y a aucune granulation étrangère et où on voit seulement deux centrosomes auréolés.

Les deux noyaux deviennent ensuite inégaux ; et le grand se cantonne, par un cloisonnement, dans la cellule végétative ; le petit, lenticulaire, dans la cellule génératrice, beaucoup moins volumineuse que la première. Dans certains grains de pollen, chaque cellule possède un centrosome auréolé au voisinage du noyau (Fig. 8, Pl. V).

Le noyau de la cellule reproductrice se divise peut-être encore une fois pour donner deux noyaux générateurs mâles dans le pollen, au lieu de se diviser dans le tube pollinique, comme chez le *L. alpigena* ; mais nous n'avons pas étudié cette dernière division nucléaire chez *L. myrtilloides*.

3. *Lonicera Xylosteum* L.

Division du noyau des grains de pollen.

Ayant perdu beaucoup de temps à choisir les plus jeunes boutons de fleurs du *L. Xylosteum* pour étudier les méioses des cellules-mères des grains de pollen, nous n'avons étudié que la division du noyau des grains de pollen donnant naissance aux noyaux reproducteur et végétatif, munis de centrosomes.

Les jeunes grains de pollen formés sont groupés par quatre, bien que les membranes des cellules-mères soient déjà

gélifiées. Ils possèdent parfois un centrosome typique au voisinage du noyau au repos (Fig. 1, Pl. VI).

Ce centrosome se divise précocement selon le mode déjà décrit. Pendant ce temps, le noyau est encore à l'état de repos ; le jeune grain de pollen a peu à peu grossi (Fig. 2, 3 et 4, Pl. VI).

Lorsque le grain de pollen (environ $38\ \mu$) et son noyau (environ $8\ \mu$) sont à l'état adulte, la chromatine réticulée donne des filaments sinueux qui constituent les chromosomes. Cependant les centrosomes auréolés continuent à s'éloigner l'un de l'autre (Fig. 5, Pl. VI) et quand ils arrivent aux pôles du noyau, la prophase est terminée.

Nous n'avons pas pu bien compter les chromosomes, qui semblent être au nombre d'une dizaine dans cette espèce ; car nous avons dans nos préparations une masse ou une plaque homogène, à l'équateur du fuseau, dont les extrémités étaient munies d'un centrosome. Le plus souvent l'un des centrosomes est masqué par l'ombre de la membrane pollinique, et on ne peut voir que le centrosome auréolé à l'autre extrémité du fuseau qui est vers le milieu du grain de pollen. Néanmoins, nous avons trouvé des images satisfaisantes de l'anaphase, avec deux corpuscules centraux placés de manière caractéristique aux deux pôles du fuseau (Fig. 7, Pl. VI).

A la télophase comme chez le *L. myrtilloides*, le pôle externe de l'un des deux nouveaux noyaux formés touche fréquemment la périphérie du cytoplasme et un des deux centrosomes se place latéralement à ce noyau ; le second se trouve normalement au pôle externe de l'autre noyau qui est vers le milieu du grain de pollen (Fig. 8, Pl. VI).

Mais au stade plus avancé, les deux centrosomes se retrouvent normalement chacun au pôle externe de l'un des deux noyaux inégaux dont l'un, petit, est le noyau reproducteur, l'autre, grand, est le noyau végétatif (Fig. 9, Pl. VI).

Dans cette mitose, surtout dans les dernières phases, on

voit des endochromidies volumineuses dans la grande ou les petites vacuoles.

Dans nos préparations concernant les deux cellules du grain de pollen, définitivement formées, nous n'avons pas retrouvé ces granules vacuolaires ; on ne voyait qu'un centrosome auréolé au voisinage du noyau dans la cellule reproductrice, et un autre auprès du noyau dans la cellule végétative.

Nous n'avons pas pu voir la dernière division du noyau de la cellule génératrice donnant les deux noyaux fécondateurs ; mais nous avons vu les deux anthérozoïdes dans le sac embryonnaire que nous traiterons dans la suite du mémoire.

4. *Lonicera Glehnii* F. Schmit.

Nous avons aussi étudié la première mitose hétérotypique de la cellule-mère des grains de pollen du *L. Glehnii*, et retrouvé les centrosomes aussi caractéristiques dans certaines de ces cellules.

Les cellules-mères définitives ont de 20 à 30 μ , et leur noyau de 10 à 14 μ . La prophase se déroule comme précédemment et nous ne décrivons pas les centrosomes et leur comportement au cours de la prophase.

Au stade synapsis, les deux centrosomes auréolés sont éloignés de 6 μ (Fig. 12, Pl. VI). Après le dévidement du peloton, le noyau est aussi rayonné par des fibrilles divergentes entre lesquelles on trouve les deux centrosomes éloignés d'environ 7 μ (Fig. 13, Pl. VI).

Ces stries rayonnantes peuvent disparaître précocement à la fin de la prophase en laissant un cytoplasme plus dense tout autour de la membrane nucléaire. On trouve 15 ou 16 chromosomes et deux centrosomes rapprochés des pôles du noyau (Fig. 14, Pl. VI).

Au stade plus avancé, les nucléoles et la membrane nucléaire ne se voient plus ; les chromosomes formés, en petits bâtonnets, se concentrent vers le milieu de la ca-

vité du noyau aplati, et des stries paraissent en constituant une ébauche du fuseau achromatique dont les deux extrémités sont occupées chacune par un centrosome, qui y reste aux stades suivants (Fig. 15, 16, 17 et 18, Pl. VI).

Enfin, à la télophase, les deux noyaux-fils organisés sont reliés par les fibrilles fusoriales, et on trouve un centrosome auréolé à leur pôle externe (Fig. 19, Pl. VI).

Nous n'avons pas suivi les divisions suivantes homotypiques ; mais nous avons aperçu quelquefois un centrosome à chaque extrémité des deux fuseaux-jumeaux de la seconde mitose, dans certaines cellules-mères des grains de pollen de *L. Glehnii*.

5. *Lonicera Caprifolium* L. et *L. Periclymenum* L.

Dans la première mitose réductrice de certaines cellules-mères des grains de pollen du *L. Periclymenum* (Fig. 20 et 21, Pl. VI), et du *L. Caprifolium*, les centrosomes ont le même caractère et la même évolution que dans celle du *L. alpigena*, par exemple, sauf l'absence d'asters. Le nombre de chromosomes est d'une dizaine à cette mitose chez le *L. Caprifolium*, et nous n'avons pu faire le dénombrement chez *L. Periclymenum*.

II. — *VIBURNUM TINUS* L.

Les noyaux du *Viburnum Tinus* sont très gros et donnent presque toujours, dans nos bonnes préparations, de belles figures pour étudier les divisions réductrices ou somatiques. Néanmoins, nous n'avons pas trouvé de centrosomes au cours des caryocinèses chez cette plante. Nous allons désigner, rapidement, quelques intéressants stades des deux mitoses des cellules-mères polliniques.

Au commencement de la prophase hétérotypique de la

cellule-mère des grains de pollen, il se forme des filaments extrêmement grêles qui se pelotonnent peu à peu sur eux-mêmes, autour du ou des nucléoles, tandis que le cytoplasme, traité au Nawaschin, est presque toujours propre (Fig. 1, Pl. VIII). Puis le stade synapsis accuse le début du doublement de ces filaments pelotonnés, qui peuvent se tordre deux par deux en petits cordons, sous l'aspect de chapelets enfilés, deux fois plus gros que ceux qui ne se sont pas tordus (Fig. 2, Pl. VIII). Ils grossissent de plus en plus en s'étalant, puis se contractent en zig zag. Ils constituent, enfin, plus d'une trentaine de tronçons chromosomiques, plus ou moins lisses, qui sont reliés par la substance achromatique en fils fins, ce qui donne l'aspect d'une chaîne entière (Fig. 3, Pl. VIII). Cette dernière se scinde, vers la fin de la prophase, en donnant dix-huit paires de tronçons chromosomiques, dont chacune s'accouple longitudinalement en formant un chromosome (Fig. 4, Pl. VIII).

A la métaphase, des fibrilles paraissent organiser le fuseau dont les deux extrémités sont généralement nues et pointues, et les 16 chromosomes se disposent à l'équateur (Fig. 5 et 6, Pl. VIII). Dans quelques cellules-mères, les seize des dix-huit chromosomes se groupent au milieu du fuseau, les deux autres peuvent se placer chacun à l'un des pôles de celui-ci (Fig. 7, Pl. VIII). Dans quelques autres cellules-mères (Fig. 8, Pl. VIII), il y a à chaque extrémité fusoriale un petit granule sphérique, fortement colorable, entouré d'une zone claire très mince, ou plus ou moins épaisse, ressemblant tout à fait à un centrosome auréolé. Nous n'avons vu ce granule ni aux stades précédents, ni aux stades suivants, pas plus qu'au cours de la seconde mitose homotypique aussi nous ne pouvons actuellement assimiler à un centrosome typique ce granule dont nous n'avons pas pu suivre l'évolution.

Les chromosomes se coupent par division longitudinale à l'équateur du fuseau, ainsi qu'à la métaphase de la seconde mitose homotypique, à 18 chromosomes (Fig. 9,

Pl. VIII). Ces chromosomes sont exactement moitié moins nombreux que ceux de la division somatique où nous en avons compté 36.

II

Division réductrice dans les cellules-mères du sac embryonnaire du *Lonicera myrtilloides* Purpus.

Nous devons maintenant exposer rapidement l'évolution des centrosomes dans les divisions de certaines cellules-mères du sac embryonnaire. Prenons comme exemple le *Lonicera myrtilloides* Purpus.

C'est la cellule axe sous-épidermique du jeune nucelle qui devient la cellule-mère. A cet âge, le jeune nucelle n'est pas recouvert par le tégument qui l'enveloppera plus tard. La cellule-mère diffère de toutes les cellules du nucelle par son accroissement de volume, par sa forme de cône renversé dont la base convexe est en contact avec l'épiderme du nucelle, par son cytoplasme plus dense et son noyau plus volumineux (Fig. 3). Le centrosome auréolé se place souvent sous le noyau, et on ne peut pas le confondre avec les autres granules qui peuvent exister dans le cytoplasme (Fig. 9, Pl. V).

Dans le noyau quiescent la chromatine est réticulée, et auprès du noyau le corpuscule est de petite taille. On comparera ce stade aux aspects de certaines jeunes cellules-mères polliniques chez *L. alpigena*, par exemple.

Le centrosome conserve son aspect primitif pendant quelque temps, puis se divise précocement comme nous l'avons décrit dans des cellules-mères des grains de pollen (Fig. 10 et 11, Pl. V).

Les deux centrosomes-fils s'éloignent l'un de l'autre pour se porter aux pôles opposés du plus grand axe du noyau (Fig. 12, Pl. V).

Dès que la croissance du noyau est terminée, les filaments nucléaires formés se pelotonnent sur eux-mêmes en se tassant dans une partie de la cavité nucléaire. Ils se relâchent ensuite en grossissant et devenant de plus en plus chromophiles (Fig. 13, Pl. V), et en passant par les nombreuses figures hétérotypiques. Ils se tronçonnent enfin pour former les chromosomes. Les deux centrosomes

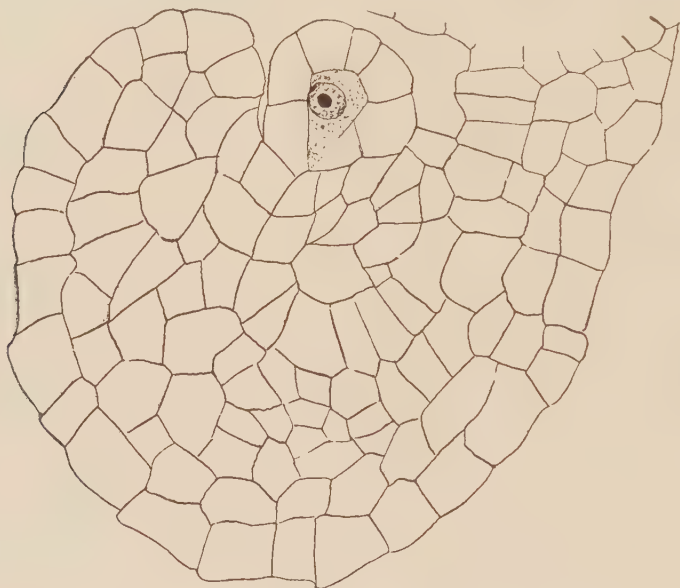


FIG. 3. — Coupe d'un jeune ovule de *Lonicera myrtilloides* : la cellule axe sous-épidermique du jeune nucelle devenue la cellule-mère du sac embryonnaire.

se trouvent toujours dans le cytoplasme du voisinage du noyau et continuent à s'éloigner l'un de l'autre (Fig. 13 et 14, Pl. V). Lorsqu'ils arrivent aux deux pôles opposés du noyau, les chromosomes sont à peu près constitués, mais, chacun d'eux est encore tordu (Fig. 15 *a* et 15 *b*, Pl. V) ; la membrane du noyau et les nucléoles vont disparaître, et le fuseau commence à se différencier.

Cette division est réductionnelle et il n'y a que neuf

chromosomes, comme dans les méioses de la cellule-mère des grains de pollen, moitié moins que dans la division somatique à 18 chromosomes.

Nous avons examiné un très grand nombre de préparations, mais nous n'avons trouvé que trois ou quatre figures méta-anaphasiques dans lesquelles nous avons observé un centrosome à l'une des extrémités du fuseau, l'autre manquant. Cependant ce centrosome est de même caractérisé par la sphère attractive hyaline qui l'entoure.

A la télophase, on retrouve les deux centrosomes aux deux pôles externes des deux noyaux-fils qui viennent de se constituer et qui sont encore reliés par les stries du fuseau dont le milieu est cloisonné (Fig. 16, Pl. V).

La cloison se précise entre ces deux nouveaux noyaux, coupe perpendiculairement la cellule-mère en deux cellules-filles superposées ; l'inférieure est la cellule du sac embryonnaire, deux ou trois fois plus longue que la supérieure.

Le noyau de la cellule supérieure se divise encore une fois, mais les deux nouveaux noyaux restent dans un même compartiment et se résorbent ensuite. Cette division est homotypique ; nous y avons trouvé le même nombre de chromosomes que dans la division hétérotypique qui la précède, et nous avons pu voir le centrosome qui fonctionne au cours de cette division homotypique (Fig. 17 *a* et 18 *a*, Pl. V).

Le noyau de la cellule inférieure, premier noyau du sac embryonnaire, se divise en même temps que celui de la cellule supérieure, et également par mitose homotypique ; le centrosome de cette cellule inférieure se divise de nouveau en deux corpuscules centraux qui s'éloignent ensuite dans le cytoplasme entourant le noyau (Fig. 17 *b*, Pl. V). Ces deux corps centraux arrivent aux deux pôles nucléaires entre lesquels se constitue le fuseau ; ils demeurent à ses deux extrémités pendant la métaphase et l'anaphase (Fig. 18 *b* et 19 *b*, Pl. V) ; finalement ils se retrouvent

chacun au pôle externe de l'un des deux nouveaux noyaux, résultant de cette division.

Il ne se forme pas de cloison entre ces deux petits noyaux qui se divisent chacun encore deux fois dans le même compartiment, pour donner les huit noyaux du sac embryonnaire, dont les trois supérieurs fournissent l'appareil sexuel. Ces derniers sont bientôt séparés par des membranes albuminoïdes et constituent les deux synergides et l'oosphère, les trois autres à la base du sac sont séparés en même temps par de minces membranes et forment les trois antipodes qui se résorbent aussitôt, tandis que les noyaux polaires se rapprochent l'un de l'autre et fusionnent pour donner le noyau secondaire du sac embryonnaire.

Nous avons retrouvé un centrosome au voisinage du noyau de l'oosphère et de celui des autres cellules de certains sacs embryonnaires. Il est toujours entouré de son auréole caractéristique, ce qui permet de le distinguer des plastes qui existent autour du noyau, et des endochromidies vacuolaires, plus ou moins éloignées du noyau de l'oosphère.

III

Divisions somatiques.

I. — *LONICERA*

Pour terminer, nous décrirons brièvement et ensemble les centrosomes rencontrés dans certaines divisions somatiques des mêmes espèces étudiées de *Lonicera* : *L. alpingena*, *L. myrtilloides*, *L. Xylosteum*, *L. Caprifolium*, *L. Glehnii*, etc...

En effet, nous avons retrouvé les centrosomes dans un petit nombre de cellules somatiques de l'ovule, ainsi que

dans certaines autres cellules somatiques de ces *Lonicera*.. Partout, ils ont le même aspect : le corpuscule central est toujours entouré d'une zone hyaline.

Tant que le noyau est à l'état de repos, la chromatine nucléaire est réticulée ; on voit alors un centrosome unique et sphérique, très chromophile, au voisinage du noyau de certaines cellules (Fig. 20, Pl. V). Ce centrosome se divise ensuite en deux auprès du noyau. Puis ces deux petits corps centraux s'éloignent l'un de l'autre vers les pôles nucléaires opposés, durant la prophase somatique (Fig. 21, Pl. V).

Quand les chromosomes sont formés, la membrane nucléaire et les nucléoles disparaissent ; les fibrilles achromatiques apparaissent en constituant le fuseau dont les deux extrémités sont occupées par les deux centrosomes qui sont arrivés précédemment dans cette région.

A la métaphase, les chromosomes se groupent à l'équateur du fuseau où ils se divisent chacun en donnant deux groupes chromosomiques qui se dirigent aussitôt vers les deux centrosomes auréolés (Fig. 22 et 23, Pl. V et Fig. 10, Pl. VI).

Enfin, lorsque les chromosomes se rapprochent des deux pôles, et que les deux noyaux-fils se reconstituent, la plaque cellulaire se produit au milieu du fuseau pour former une nouvelle membrane qui divisera la cellule en deux. Les deux centrosomes sont à l'emplacement des anciennes extrémités du fuseau, chacun auprès d'un des deux nouveaux noyaux (Fig. 24, Pl. V).

Si les asters, chez le *L. alpigena*, ne se voient pas bien dans les préparations que nous avons examinées, c'est parce que les pôles du fuseau sont souvent mal placés dans des cellules, soit tout près de la membrane cellulaire, soit attenant à des vacuoles. Cependant quelques fibrilles cytoplasmiques qui divergent des sphères attractives, dans certaines cellules, semblent indiquer leur existence.

Les chromosomes, ayant été comptés, tantôt à la fin de

la prophase, tantôt à la méta-anaphase de divisions somatiques, sont au nombre d'environ 32 chez le *L. alpigena*, de 18 chez le *L. myrtilloides*, de 18 ou 20 chez le *L. Xylos-teum* et de 20 chez le *L. Caprifolium*.

II. — *VIBURNUM TINUS*

Nous avons dit, dans le chapitre I^{er}, que le *Viburnum Tinus* était un bon matériel pour étudier les mitoses. Nous exposerons quelques stades de la division somatique pour terminer la partie concernant la caryocinèse de ce mémoire.

La structure du noyau quiescent est réticulo-filamenteuse. Vers la fin de la prophase somatique, les filaments chromatiques sinueux forment des chaînes chromosomiques (Fig. 10, Pl. VIII) qui se segmentent en donnant des chromosomes dont la plupart se recourbent en V ou en U (Fig. 11, Pl. VIII). A la métaphase, les chromosomes s'assemblent à l'équateur du fuseau où ils se divisent chacun en formant deux groupes qui se portent vers les deux extrémités fusoriales. A la télophase, la plaque cellulaire se forme d'abord et la membrane nucléaire apparaît autour de chaque groupe de chromosomes (Fig. 12, 13 et 14, Pl. VIII).

Les chromosomes, que nous avons dénombrés exactement à la méta-anaphase, sont au nombre de 36 (Fig. 15 *a* et 15 *b*, Pl. VIII) : deux fois plus que dans les méioses des cellules-mères des grains de pollen de la même plante : *Viburnum Tinus*.

Résumé de la première partie.

En résumé :

I. — La caryocinèse somatique ou réductrice se produit dans les cellules, chez les *Lonicera* étudiés, avec le concours

de centrosomes qui ont la même origine, montrent les mêmes caractères et les mêmes phénomènes que chez les animaux :

1^o *Origine des appareils centraux.* — Les appareils centraux présidant à certaines cinèses proviennent de la bipartition du centrosome-père au stade du noyau au repos.

2^o *Caractères des appareils centraux.* — Chaque appareil central est un corpuscule sphérique auréolé, sauf au cours de la bipartition du centrosome-père, qui change de forme au moment de cette bipartition.

Or, les deux corpuscules centraux peuvent être situés chacun au centre d'une sphère qui est constituée par une zone interne claire, et par une zone externe plus chromophile avant l'apparition des stries rayonnantes du noyau à la prophase de la première méiose de certaines cellules-mères polliniques de *L. alpigena* ; de même, ils peuvent être munis quelquefois d'asters à la méta-anaphase de cette première méiose, dans cette même espèce.

3^o *Phénomènes centrosomiques.* — Le centrosome-père s'allonge d'abord, s'amincit ensuite dans son milieu, prenant la forme d'un haltère et se divise enfin en deux centrosomes-fils au voisinage du noyau au repos ; ces deux derniers s'écartent l'un de l'autre, vers deux pôles nucléaires, durant la prophase ; ils occupent les deux extrémités du fuseau pendant la méta-anaphase ; et à la télophase, ils se retrouvent chacun auprès de l'un des deux noyaux-fils.

II. — Certains jeunes grains de pollen du *L. alpigena* s'isolent anormalement par deux bipartitions successives ; la plupart des autres, normalement, par quadripartition simultanée, tandis que le cloisonnement de tous les jeunes pollens de tous les autres *Lonicera* étudiés, et du *Viburnum Tinus*, ne se produit qu'à la fin de la deuxième division des cellules-mères polliniques, comme chez la plupart des Dicotylédones.

III. — Les chromosomes ayant été comptés aux divisions réductrices et à la cinèse somatique des tissus des Caprifoliacées étudiées, nous donnons les nombres suivants :

	<u>N</u>	<u>2N</u>
<i>Lonicera alpigena</i> L.	16	32
<i>L. myrtilloides</i> Purpus	9	18
<i>L. Xylosteum</i> L.	9 ou 10	18 ou 20 ?
<i>L. Caprifolium</i> L.	»	20
<i>L. Glehnii</i> F. Schmit	15 ou 16 ?	
<i>Viburnum Tinus</i> L.	18	36

DEUXIÈME PARTIE

Spermatogénèse et fécondation chez les *Lonicera alpigena* et *L. Xylosteum*.

Nous avons écrit dans un précédent mémoire : « *De nouvelles recherches que nous poursuivons montreront si ce centrosome intervient ou non au moment de la fécondation auprès du noyau mâle considéré comme un gamète* » (1). Nous nous sommes mis à ces recherches chez le *L. alpigena* et le *L. Xylosteum* : le premier nous a donné une série de figures très satisfaisantes. M. le Professeur P.-A. DANGEARD attestant l'exactitude de nos observations sur l'existence de centrosomes mises en doute par M. A. EICHORN chez les *Lonicera* a dit ceci : « ... je suis même autorisé à ajouter que M. FENG a réussi tout récemment à mettre en évidence un centrosome bien caractérisé, au voisinage du noyau, dans chacun des deux gamètes de l'anthéridie du boyau pollinique du *Lonicera alpigena* » (2). Nous allons démontrer ici la réalité de l'existence de l'appareil central au cours de la spermatogénèse et pendant la fécondation chez *Lonicera alpigena*.

I. — *L. ALPIGENA*

Le centrosome auréolé qui accompagne chacun des deux noyaux reproducteurs (Fig. 16 et 17, Pl. II) se retrouve

1. FENG (Yen-An) [32], *Le Botaniste*, série XXIV, p. 343, 1933.

2. DANGEARD (P.-A.) [18], *C. R. Aca. Sc.*, t. 196, p. 1260, 1933.

auprès de chacun des deux noyaux mâles de certains boyaux polliniques, dont nous allons nous occuper maintenant.

En effet, nous avons vu la transformation de deux noyaux reproducteurs mâles en deux spermatozoïdes au sein de quelques tubes polliniques germés, ou dans certains boudins sinueux provenant de grains de pollen éclatés dans le milieu artificiel. La première figure d'un boyau (Fig. 1, Pl. III) montre le premier stade d'évolution des deux noyaux sexuels qui sont côte à côte, séparés par une cloison à peine visible, et entourés chacun par une épaisse auréole du cytoplasme spécial plus claire que le cytoplasme du boyau. GUIGNARD a mentionné l'existence de cette auréole chez les Monocotylédones et les Solanées [51]. Ces deux éléments mâles deviennent sphériques et sensiblement plus gros que dans le grain de pollen où ils étaient aplatis et minces. La structure nucléaire est filamenteuse-réticulée, avec des granulations chromatiques, presque toutes de même taille, qui paraissent situées entre les mailles du réseau. Le nucléole (chacun de ces noyaux en avait deux ou trois dans le pollen) a perdu une partie de sa chromophilie. En outre, au voisinage de chacun de ces noyaux, on voit un centrosome, fortement coloré en noir, par l'hématoxyline, situé au milieu d'une mince zone hyaline un peu plus claire que le cytoplasme. Cependant le noyau végétatif dégénère, et on n'en voit plus que des résidus ayant une structure nucléaire, dans le cytoplasme du boyau.

Puis, les deux noyaux mâles s'allongent peu à peu en prenant chacun la forme d'un croissant ou d'une poire (Fig. 2, Pl. III). Le centrosome auréolé s'installe près de la partie mince en forme de bec et à l'extérieur de la membrane de ce dernier. L'autre noyau est à un stade plus avancé sous un aspect vermiforme, avec deux spires ; le nucléole se trouve dans la partie la plus grosse ; il y a un centrosome auréolé au sommet de l'autre partie plus

amincie, et toujours à l'extérieur de la membrane nucléaire ; le cytoplasme hyalin, cytoplasme spécial, entoure chacun de ces noyaux allongés, la séparation entre ces derniers n'est plus visible.

Finalement, les deux spermatozoïdes formés sont souvent vermiformes avec trois spirales (Fig. 3, Pl. III) ; leur structure réticulée devient plus poreuse et leur nucléole semble commencer à se détruire. Le cytoplasme hyalin ou cytoplasme de l'anthéridie est réduit à une couche très mince entourant toujours chacun de ces éléments reproducteurs qui sont toujours côte à côte ; mais, à ce stade avancé, nous n'avons pas pu retrouver le centrosome au sein du boyau pollinique en milieu sucré.

Nous avons pratiqué la pollinisation artificielle sur place, au Jardin des Plantes du Muséum de Paris, sur *L. alpigena* pendant quelques belles journées du mois d'avril de l'an dernier (1). Nous avons fixé au Bouin, toutes les 24 heures, les ovaires, des fleurs pollinisées, avec leur style 18 heures après la pollinisation des fleurs à peine épanouies. Nous avons coupé cette année ce matériel conservé dans la paraffine, dont le premier lot, 18 heures après la pollinisation, n'a déjà plus de noyaux reproducteurs dans les tubes polliniques cheminant dans le style ; ces noyaux se trouvent dans les sacs embryonnaires, et sont en copulation avec le noyau femelle de l'oosphère et avec le noyau secondaire du sac embryonnaire. Dans le deuxième ou troisième lot du matériel, deux ou trois jours après la pollinisation, les tubes polliniques se trouvant dans le tissu conducteur sont vides, et la fécondation semble être déjà terminée, car on ne voit plus aucun élément mâle dans les appareils femelles.

Dans le sac embryonnaire de *L. alpigena*, les cellules antipodes se résorbent de bonne heure. A côté du micropyle et près du sommet du sac, se trouvent les deux syner-

1. Nous avons perdu la floraison de *L. alpigena* pendant les vacances de Pâques de l'année courante.

gides, et l'oosphère qui contient un noyau sphérique un peu plus gros, destiné à donner l'élément femelle ; enfin, au centre du sac et au-dessous de l'oosphère, un noyau, non cloisonné, beaucoup plus volumineux, est le noyau secondaire résultant, comme on le sait depuis les recherches de STRASBURGER et de GUIGNARD, de la fusion de deux noyaux libres que GUIGNARD appelle les noyaux polaires du sac.

Au moment de l'arrivée dans le sac embryonnaire des deux spermatozoïdes, l'un d'eux se porte vers l'oosphère qui fournit le noyau femelle avec lequel il prend contact par l'extrémité renflée ; à ce stade, il existe au contact de la partie mince du spermatozoïde un centrosome aurolé (Fig. 4, Pl. III) ; ce centrosome a le même aspect que celui situé à l'extrémité de chacun des noyaux reproducteurs allongés, à l'intérieur de certains boyaux polliniques, dans le milieu artificiel. Le second spermatozoïde se dirige vers le noyau secondaire.

L'union des deux noyaux polaires pour former le noyau secondaire du *L. alpigena* se produit avant l'arrivée de l'un des deux éléments mâles ; la figure 5 de la planche III montre que les deux premiers se sont déjà fusionnés en un seul noyau, plus volumineux à sommet concave, avec deux grands nucléoles. Tout cela est témoin de cette union nucléaire, tandis que l'un des spermatozoïdes s'avance pour aller rejoindre ce grand noyau.

Au stade suivant, la concavité de ce dernier noyau ne se voit plus ; son origine par fusion ne s'indique que par ses dimensions énormes, et son gros nucléole. L'un des deux éléments mâles se porte auprès de ce noyau secondaire avec lequel il s'accole d'abord, et se fusionne ensuite peu à peu ; la figure 6 de la planche III montre que la copulation est presque terminée, et l'on ne voit qu'une petite partie de l'élément mâle qui se distingue du noyau secondaire par sa structure réticulée.

Enfin, la double fécondation étant faite on ne retrouve

plus trace des éléments mâles dans le sac embryonnaire.

II. — *L. XYLOSTEUM.*

Nous avons réalisé aussi la germination des grains de pollen du *L. Xylosteum* dans le milieu artificiel ; certains d'entre eux commencent à germer peu à peu au bout de vingt minutes de séjour dans le liquide de Ringer, ou l'eau gélatinée, à 10 % de glucose, le pollen germe en donnant de jeunes tubes polliniques qui n'aboutissent pas ; par conséquent, nous n'avons pas pu obtenir de tubes âgés pour étudier les noyaux reproducteurs mâles qui doivent s'y transformer en spermatozoïdes. En tout cas, ces jeunes tubes sont un bon matériel pour l'observation des phénomènes du mouvement cytoplasmique, et de l'évolution vacuolaire. Bien que nous ne traitions pas ici, ces questions, nous devons en dire quelques mots en vue de nos recherches ultérieures.

Nous avons pris quelques gouttes du milieu sucré, qui contient de jeunes tubes polliniques, et les avons mises sur lames en les recouvrant avec une grande lamelle dont on lute les bords à la paraffine, pour empêcher l'évaporation de l'eau. Le cytoplasme du tube pollinique possède un mouvement très régulier.

Ce cytoplasme possède une structure finement granuleuse ; il semble être divisé en plusieurs couches par les cytosomes, qui se disposent régulièrement et parallèlement suivant l'axe du tube entre lesquels on trouve les lipoïdes en granules sphériques, presque de la même taille, et plus réfringents. Le cytoplasme pariétal coule vers le sommet du tube où il tourne en prenant le sens inverse et se confondant avec le cytoplasme central qui avance vers la base du tube où il se rend dans le grain de pollen, où il se réunit au cytoplasme pariétal (Fig. 4). Nous avons suivi ces phénomènes, avec une lampe électrique de 32 bougies,

pendant 6 heures, depuis l'apparition du jeune tube. Au bout de ce temps, les mouvements du cytoplasme devien-

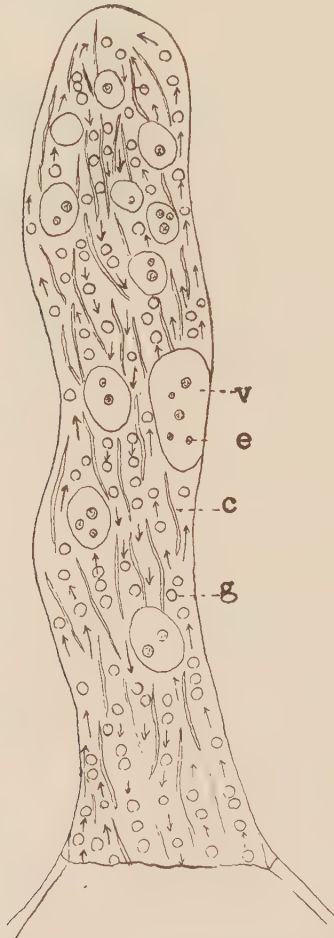


FIG. 4. — Jeune tube pollinique germé dans le milieu sucré : *c.* cytosomes ; *g.* liposomes ; *v.* vacuoles ; *e.* endochromidies. Les flèches indiquent le sens des mouvements du cytoplasme et des liposomes (Gro. = 1.700 X).

nent de moins en moins rapides et la mort survient. Nous avons aussi observé ces mêmes mouvements cytoplasmiques dans les jeunes poils de feuilles du *L. alpigena*, où

on peut les suivre pendant une journée, si on observe entre lame et lamelle une jeune feuille, sans la séparer de sa branche que l'on met dans un petit flacon contenant de l'eau.

Nous avons utilisé le rouge neutre dont nous avons fait une solution dans l'eau distillée, dont nous ajoutions quelques gouttes entre la lame et la lamelle de la préparation contenant les jeunes tubes polliniques dans le milieu sucré ; on voit apparaître les vacuoles, plus ou moins bien visibles avant la coloration. Elles sont teintées en rose, de formes ovoïdes ou sphériques, et de tailles différentes, et contiennent des endochromidies mobiles. La solution du colorant dilue le milieu sucré, et amène l'éclatement du tube pollinique, le contenu de ce dernier sortant brusquement.

Nous avons vérifié la nature lipoïdique des corpuscules réfringents en faisant agir l'acide osmique à 2 % ; les liposomes sont colorés en brun.

Nous cessons d'étudier le cytoplasme qui n'est pas le but de ce mémoire, pour voir les spermatozoïdes qui se trouvent dans le sac embryonnaire de *L. Xylosteum*.

Nous avons mis dans un flacon plein d'eau, au Laboratoire, les branches fleuries du *L. Xylosteum*. Trois jours après, les plus grands boutons de fleurs commençaient à se faner et ne pouvaient plus s'épanouir. Les anthères étaient cependant déjà ouvertes, et la pollinisation accomplie. Nous avons traité, au liquide de Nawaschin, les ovaires et les styles de ces gros boutons fanés, et nous avons trouvé des spermatozoïdes dans certains sacs embryonnaires de ces boutons.

Ces spermatozoïdes qui ont une structure finement réticulée, sont plus minces que ceux du *L. alpigena* ; ce sont des corps allongés, dont une extrémité est plus grosse que l'autre, et qui s'enroulent de façon variable, d'abord en forme d'S (Fig. 1, Pl. VII), puis en spirale lâche (Fig. 2, Pl. VII), enfin en tire-bouchon auprès du noyau femelle

de l'oosphère (Fig. 3, Pl. VII). On voit près de l'une des extrémités du spermatozoïde un corpuscule, entouré d'une zone claire, qui ressemble au centrosome auréolé que nous avons vu au voisinage du noyau dans la cellule génératrice de certains grains de pollen de la plante en question.

Dès l'arrivée des deux éléments mâles dans le sac embryonnaire, le noyau de chacune des deux synergides commence à se déformer ; le noyau femelle de l'oosphère et le noyau secondaire, résultant de la fusion des deux noyaux polaires du sac, sont prêts à recevoir les anthérozoïdes.

Cette double fécondation se fait de la même façon que chez *L. alpigena* ; l'un des deux spermatozoïdes s'approche d'abord du noyau femelle de l'oosphère (Fig. 3, Pl. VII) avec lequel il s'accole ; l'autre s'avance vers le noyau secondaire avec lequel il se fusionne (Fig. 4, Pl. VII).

Résumé de la deuxième partie.

1^o A l'intérieur de certains boyaux polliniques issus dans le milieu sucré, les deux noyaux reproducteurs mâles du *L. alpigena* sont entourés chacun par une zone de cytoplasme spécial, cytoplasme de l'anthéridie, dans ce dernier se trouve un centrosome, bien caractérisé, au voisinage de chaque noyau ; le centrosome se place presque en contact avec le sommet de la partie amincie, quand le noyau s'allonge en se transformant en spermatozoïde.

2^o Les spermatozoïdes de structure finement réticulée, sont spiralés ou vermiformes.

3^o Un des spermatozoïdes féconde le noyau femelle de l'oosphère, l'autre s'unit avec le noyau secondaire, chez le *L. alpigena* ainsi que chez le *L. Xylosteum* ; c'est une double fécondation.

4° Nous avons pu retrouver un centrosome presque en contact avec l'extrémité de la partie mince du spermatozoïde qui s'accôle au noyau femelle de l'oosphère du *L. alpingena* ; il intervient donc au moment de la fécondation.

Discussion sur la présence de centrosomes dans les *Lonicera*.

Au cours de la description qui permet de mettre en évidence les aspects normaux relatifs à la présence de centrosomes dans certaines cellules-mères des grains de pollen, certaines cellules reproductrices mâles, certaines cellules-mères du sac embryonnaire et dans un petit nombre des cellules somatiques des tissus chez les *Lonicera* étudiés, nous avons remarqué plusieurs anomalies.

Ainsi chez *L. alpigena*, au cours de la première mitose réductrice de quelques cellules-mères polliniques, on constate que les deux pôles du fuseau possèdent normalement chacun un centrosome auréolé pourvu d'un aster ; mais les asters ou les centrosomes, et même parfois ces deux formations, peuvent exceptionnellement n'être pas visibles, et dans les divisions homotypiques de ces cellules, et dans les divisions somatiques, les asters ne se voient jamais nettement, et les centrosomes font fréquemment défaut, tandis que chez les autres *Lonicera*, les centrosomes se présentent toujours sans asters ; de même, aux pôles du ou des fuseaux achromatiques, peut souvent n'exister aucun corpuscule central.

Ces aspects différents de l'appareil central correspondent-ils à une réalité chez les Phanérogames angiospermes, ou sont-ils des artifices résultant de la fixation, de la coloration et de la différenciation ? ou bien, ainsi que le prétend EICHORN les centrosomes trouvés chez les *Lonicera* sont-ils « de simples précipités vacuolaires normaux » [25] ?

Il est bien évident qu'une grande attention est nécessaire

pour ne pas confondre les centrosomes avec des granulations variées, cytosomes, précipités vacuolaires, etc., qui existent fréquemment dans le cytoplasme et peuvent même se rencontrer au voisinage des pôles du fuseau.

Nous allons voir que la comparaison entre centrosomes et granules cytoplasmiques ne peut se soutenir.

1^o Le centrosome existe dans le cytoplasme au voisinage du noyau quiescent ; il est unique et sphérique, coloré en noir de jais par l'hématoxyline, et situé toujours au centre de l'auréole hyaline constituant la sphère attractive, très caractérisée, ce qui permet de le distinguer des autres granules qui peuvent être présents dans le cytoplasme.

2^o Le corpuscule centrosomique peut grossir, s'allonger, se diviser en donnant deux centrosomes-fils plus petits et égaux pourvus d'une auréole et demeurant au voisinage du noyau au repos qui va se diviser. Il existe indubitablement des processus de bipartition du centrosome tandis que les autres granules cytoplasmiques ou vacuolaires de taille variable restent indivis.

3^o Quand les deux centrosomes-fils s'éloignent, leur migration vers les pôles nucléaires est très régulière, les granules cytoplasmiques ne sont jamais le siège de semblables phénomènes.

4^o Les deux centrosomes-fils du *Lonicera alpigena* parvenus aux pôles du fuseau, dans quelques méta-anaphases de la première méiose de certaines cellules-mères polliniques, possèdent chacun un aster, ce qui est pour nous un argument décisif.

5^o Les centrosomes-fils peuvent augmenter de volume à partir de l'anaphase et reprennent leur dimension initiale au moment de la reconstitution de la membrane des deux noyaux-fils. On peut donc suivre le cycle complet de l'évolution centrosomique dans toutes les espèces du *Lonicera* étudiées (1).

1. Voir tableaux I et II, p. 24 et 36 et les figures des planches I, II, IV, V et VI.

Nos fixations, à base d'acide acétique, chromique ou picrique, détruisent les cytosomes ou chondriosomes et précipitent parfois faiblement le vacuome. En outre nos préparations étaient presque toujours différenciées de telle façon que le cytoplasme ne présentait qu'un corps figuré placé auprès de la membrane nucléaire et en dehors de celle-ci. Ce corps figuré est bien le centrosome. Unique pendant le stade de repos du noyau, il entre en division avant la mitose, que cette dernière soit méiotique ou somatique, et quand le fuseau est formé, chacun des deux centrosomes-fils va se placer à un pôle du fuseau.

Conclusions.

1^o Il existe des centrosomes nets dans les divisions reproductrices ou somatiques de certaines cellules des *Lonicera*.

2^o Ces centrosomes sont pourvus quelquefois d'asters tout à fait caractéristiques chez le *L. alpigena*, et sont sans asters chez les *L. myrtilloides*, *L. Xylosteum*, *L. Caprifolium*, *L. Glehnii*, *L. Periclymenum*.

Il y a aussi un centrosome au voisinage du noyau de la cellule génératrice, dans certains pollens des *L. alpigena*, *L. Xylosteum*, *L. myrtilloides*. Il se retrouve auprès de chacun des deux noyaux reproducteurs mâles, dans certains grains de pollen et dans certains boyaux polliniques du *L. alpigena* et il se présente près de l'une des extrémités du spermatozoïde dans des boyaux polliniques ou au moment de la fécondation dans l'appareil femelle de cette même espèce.

Par conséquent, les Angiospermes ne font pas exception complète chez les êtres organisés : la division de leur noyau se produit au moins chez certaines d'entre elles avec le concours de centrosomes et parfois d'asters : la formation du noyau sexuel se fait de même façon ; d'ailleurs, ces centrosomes peuvent participer à la fécondation dans les noyaux mâles considérés comme gamètes.

BIBLIOGRAPHIE

1. ALLEN (Ch.). — The spermatogenesis of *Plytricum juniperum* (*Ann. of Bot.*, t. XXXI, p. 269-293, 1917).
2. BERGHS (J.). — La microsporogénèse de *Drosera rotundifolia*, *Narthecium ossifragum* et *Helleborus foetidus* (*La Cellule*, 22, 1905).
3. BLANRINGHEM (L.). — La reproduction des plantes vasculaires (Cours professé à la Sorbonne. Paris, 1932).
4. CALDWELL (O. W.). — *Microcycas calocoma* (*Bot. Gaz.*, 44 p. 118-144, 1907).
5. CHAMBERLAIN (Ch. J.). — The homology of the blepharoplast (*Bot. Gaz.*, 26, p. 431-435, 1898).
6. — Spermatogenesis in *Dion edule* (*Id.*, 47, p. 215-236, 1909).
7. — Morphology of *Ceratozamia* (*Id.*, 53, p. 1-18, 1912).
8. — *Stangeria paradoxa* (*Id.*, 61, p. 353-372, 1916).
9. — Methods in Plant Histology (1923).
10. CHATTON (E.). — Essai sur la structure du noyau et la mitose chez les Amœbiens (*Arch. de Zoo. exp. et gén.*, vol. XLV, p. 267-337, 1910).
11. CHODAT (R.). — La caryocinèse et la réduction chromatique observées sur le vivant (*C. R. Soc. Phys. et Hist. Nat.* Genève, 41, p. 96-99, 1924).
12. CLELAND (R. E.). — Meiosis in the pollen mother-cells of *Oenothera franciscana sulfures* (*Bot. Gaz.*, 77, p. 147-170, 1924).
13. Cytological study of meiosis in anthers of *Oenothera muricata* (*Id.*, 82, p. 55-70, 1926).
14. COMBES (R.). — La vie de la cellule végétale (Paris, 1927 et 1929).
15. — Histoire de la Biologie végétale en France (Paris, 1933).
16. DANGEARD (P.-A.). — Mémoire sur les Chlamydomonadinées ou l'histoire d'une cellule (*Le Botaniste*, sér. VI, p. 65-290, 1899).
17. — Etude sur la structure de la cellule et ses fonctions (*Id.*, sér. VIII, p. 5-58, 1902).
18. — Remarques sur la présence d'un appareil centrosomique chez les espèces du genre *Lonicera* (*C. R. Acad. des Sc.*, t. 196, p. 1260-1261, 1933).
19. DANGEARD (Pierre). — Recherches de biologie cellulaire (Evolution du système vacuolaire chez les Végétaux). Thèse Paris (*Le Botaniste*, sér. XV, 1923).
20. DOP (P.) et GAUTIÉ (A.). — Manuel de technique botanique (2^e éd., Paris, 1928).

21. DOWINE (D.). — Male gametophyte of *Microcycas calocoma* (*Bot. Gaz.*, 85, p. 437-450, 1928).
22. DUBOSCQ (O.) et GRASSE (P.). — L'appareil parabasal des Flagellés, avec des remarques sur le trophosponge, l'appareil de Golgi, les mitochondries et le vacuome (*Arch. de Zoo. exp. et gén.*, t. 73, 1933).
23. DUPLER (A. W.). — The gametophytes of *Taxus canadensis* (*Bot. Gaz.*, 64, p. 115-136, 1917).
24. EICHHORN (A.). — Recherches caryologiques comparées chez les Angiospermes et les Gymnospermes (*Arch. de Bot.*, t. 5, 1931).
25. — Sur la prétendue existence de centrosomes et d'asters chez les végétaux supérieurs (*C. R. Acad. des Sc.*, t. 196, p. 1239-1241, 1933).
26. ESCOYEZ (E.). — Blepharoplaste et centrosomes dans le *Marchantia polymorpha* (*La Cellule*, 24, p. 247-256, 1907).
27. — Caryocinèse, centrosome et kinoplasme dans le *Stypocoulom scoparium* (*La Cellule*, 25, p. 181-201, 1909).
28. ERNST (A.) et SCHMIDT (E.). — Ueber blüte und Fruch von *Rafflesia*. Morphologisch-biologische Beobachtungen und entwicklungsgeschichtlich-zytologische Untersuchungen (*Ann. Jard. Bot. de Buitenzorg*, 27, p. 1-58, 1913).
29. FARMER (J. B.). — Ueber Kernteilung in *Lilium*-Antheren besonders in Bezug auf die Centrosomenfrage (*Flora*, 80, p. 56-67, 1895).
30. FARR (C. H.). — Cytokinesis of the pollen mother-cells of certain Dicotyledons (*Mem. of the N. Y. bot. Gard.*, 6, p. 253-317, 1916).
31. FENC (Y.-A.). — Sur la présence de centrosomes et d'asters chez une Angiosperme, *Lonicera alpigena* (*C. R. Acad. des Sc.*, t. 194, p. 2317-2319, 1932).
32. — Observations sur la présence de centrosomes et d'asters présidant à la caryocinèse dans un genre de Caprifoliacées : *Lonicera* (*Le Botaniste*, sér. 24, p. 335-352, 1933).
33. FRY (H. J.). — Studies of the mitotic figure 1. *Chaetopterus* : central body structure at metaphase, first cleavage, after picro-acetic fixation (*Biol. Bull.*, LXIII, p. 149-186, 1932).
34. GAVAUDAN (P.). — Recherches sur la cellule des Hépatiques (*Le Botaniste*, sér. 22, p. 105-294, 1930).
35. GHIMPU (V.). — Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum*, *Aca-cia*, *Medicago*, *Vitis* et *Quercus* (*Arch. d'Anat. micr.*, 26, p. 135-234, 1930).
36. GRÉGOIRE (V.). — Les cinèses polliniques chez les Liliacées (*La Cellule*, t. 16, p. 235-297, 1899).
37. — Les résultats acquis sur les cinèses de Maturation dans les deux règnes (1^{er} mém.) (*La Cellule*, 22, p. 221-376, 1905).
38. — Les cinèses de maturation dans les deux règnes (2^e mém.) (*La Cellule*, 26, p. 223-422, 1910).
39. — Euchromocentres et chromosomes dans les Végétaux (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.*, t. XVII, p. 1435-1448, 1931).

40. GUIGNARD (L.). — Recherches sur le sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes (*Ann. Sc. nat. Bot.*, sér. VI, t. XIII, 1882).
41. — Développement du pollen des Orchidées (*Id.*, sér. VI, t. XIV, 1882).
42. — Sur la pollinisation et ses effets chez les Orchidées (*Id.*, sér. VII, t. IV, p. 202-240, 1886).
43. — Observations sur la structure et la division du noyau dans les cellules-mères du pollen des Cycadées (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, 36, p. 206-211, 1889).
44. — Sur l'existence des sphères attractives dans les cellules végétales (*C. R. Ac. des Sc.*, t. 112, p. 539-542, 1891).
45. — L'origine des sphères directrices (Extrait du *Journal de Botanique*, 8^e année, 1894).
46. — Les centrosomes chez les Végétaux (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CXXV, p. 1148-1153, 1897).
47. — Les centres cinétiques chez les Végétaux (*Ann. Sc. nat. Bot.*, sér. VIII, t. VI, p. 177-220, 1897).
48. — Centrosomes in plants (*Bot. Gaz.*, 23, p. 158-164, 1898).
49. — Sur le mode particulier de formation du pollen chez les *Magnolia* (*C. R. Ac. des Sc.*, t. CXXVII, p. 594-596, 1898).
50. — Sur les anthérozoides et la double copulation sexuelle chez les Végétaux angiospermes (*Id.*, t. CXXVIII, p. 864-871, 1899).
51. — La double fécondation chez les Solanées (*Jour. de Bot.*, 16^e année, n° 5, p. 145-167, 1902).
52. GUILLIERMOND (A.). — Remarques sur la caryocinèse des Ascomycètes (*Ann. mycol.*, 3, p. 343-361, 1905).
53. GUILLIERMOND, MANGENOT et PLANTEFOL. — *Traité de cytologie végétale* (Paris, 1932).
54. HAO (K.-S.). — Caprifoliaceae of China (*Bull. of the national Academy of Peiping*, vol. IV, n° 1, p. 1-40, 1933).
55. HAYATA (B.). — Quelques interprétations de la réduction chromatique (*C. R. Ac. des Sc.*, t. 197, p. 462-464, 1933).
56. HIRASE (S.). — Notes on the attractions sphères in the Pollen cells of *Ginkgo biloba* (*Bot. Mag.*, Tokyo, vol. VIII, p. 359, 1894).
57. — Découverte du spermatozoïde de *Ginkgo biloba* (*Id.*, vol. X, p. 171-172 (en japonais), 1896).
58. — Sur le spermatozoïde de *Ginkgo biloba* (*Id.*, vol. 10, p. 325-328 (en japonais), 1896).
59. — Etudes sur la fécondation et l'embryogénie du *Ginkgo biloba* (*Journ. of the Coll. of Sc. Imp. Uni. Tokyo*, vol. XII, p. 193-149, 1898).
60. HUBERT (M. E. d'). — Recherches sur le sac embryonnaire des plantes grasses (*Ann. des Sc. nat. Bot.*, sér. VIII, t. II, p. 37-126, 1896).
61. IKENO (S.). — Zur Kenntnis des sogenannten centrosomähnlichen Körpers in Pollenschläuche der Cycadeen (*Flora*, 85, p. 15-18, 1898).
62. — Beiträge zur Kenntnis der pflanzlichen Spermatogenese : die

- Spermatogenese von *Marchantia polymorpha* (Beitr. z. Centralb., t. XV, p. 56-88, 1903).
63. — Zur Frage nach der Homologie der Blepharoplasten (*Flora*, t. XCVI, p. 538-542, 1906).
64. ISHIKAWA (M.). — A List of the Number of Chromosomes (*Bot. Mag. Tokyo*, vol. XXX, n° 360, 1916).
65. JUNGERS (V.). — Figures caryocinétiques et cloisonnement du protoplasme dans l'endosperme d'*Iris* (*La Cellule*, t. XL, p. 293-354, 1931).
66. JURNYI (V.). — Bau und Entwicklung des Pollens bei *Ceratozamia longifolia* Miq. (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, 8, p. 382-400, 1872).
67. KOERNICKE. — Zentrosome bei Angiospermen ? Zugleich ein Beitrag zur Kenntnis der generativen Elemente im Pollenschlauch (*Flora*, 96, p. 501-522, 1906).
68. LAGERBERG (T.). — Studien ueber die Entwicklungsgeschichte und systematische Stellung von *Adoxa moschatellina* L. (*Kung. Sv. Vet. Akad. Handl.*, 44, p. 41-86, 1909).
69. LANGERON (M.). — *Précis de microscopie* (Paris, 1921).
70. LENOIR (M.). — Evolution des chromatines ; leurs rapports entre elles et avec la cinèse (*Arch. de Morph. gén. et exp.*, 26, p. 1-207, 1926).
71. LÉVINE (M.). — Somatic and reduction division in certain species of *Drosera* (*Mem. of the N. Y. bot. Gard.*, 6, p. 125-147, 1916).
72. LUBIMENKO (W.) et MAIGE (A.). — Recherches cytologiques sur le développement des cellules-mères du pollen chez Nymphéacées (*Rev. gén. de Bot.*, 19, p. 491, etc., 1907).
73. MARTENS (P.). — Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. II. *Listera ovata* (*La Cellule*, 36, p. 127-241, 1924).
74. — Le cycle du chromosome somatique dans les Phanérogames. III. Recherches expérimentales sur la cinèse dans la cellule vivante (*Id.*, 38, p. 69-147, 1927).
75. — Les structures nucléaires et chromosomiques dans la cellule vivante et dans la cellule fixée (*Bull. d'Hist. appl. à la Phys. et à la Pat.*, t. V, p. 229, 1928).
76. MASCRE (M.). — Recherches sur le développement de l'anthère chez les Solanacées (Contribution à l'étude de l'assise nourricière du pollen) (Thèse de l'Univ. de Paris, 1921).
77. MOTTIER (D. M.). — On the prophase of the heterotypic mitosis in embryo-sac mother-cell of *Lilium* (*Ann. of Bot.*, 23, p. 343-352, 1909).
78. NAWASCHIN (S.). — Über das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen (*Oster. bot. Zeits.*, t. VIII, n° 12, 1909).
79. RAYMOND (J.). — Les cinèses de l'asque de *Pyronema confluens* (*C. R. Ac. des Sc.*, t. 197, p. 932, 1933).
80. ROSENBERG (O.). — Cytologische und morphologische Studien an *Drosera longifolia* × *rotundifolia* (*K. Svensk. Vet. Akad. Handl. N. S.*, 43, p. 1-65, 1909).

81. SAMUELS (J. A.). — Etudes sur le développement du sac embryonnaire et sur la fécondation chez le *Gunnera macrophylla* (Thèse de l'Univ. de Paris, 1912).
82. SAX (K.) et KRIBE (D. A.). — Chromosomes and phylogeny in Caprifoliaceae (*Jour. of the Arnold. arbo. Harv. Univ.*, vol. XI, p. 147-153, 1930).
83. SCHAFFNER (J. H.). — The division of the macrospore nucleus (*Bot. Gaz.*, 23, p. 430-452, 1897).
84. SHARP (W. L.). — An introduction to cytology (2^e éd., 1926).
85. SIMONET (M.). — Recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris* (*Bul. Biol.*, t. LXVI, p. 255-444, 1932).
86. STRASBURGER (Ed.). — Ueber Reduktionsteilung, Spindelbildung, Centrosomen und Cilienbildner im Pflanzenreich (*Histol. Beil.*, 6, p. 1-224, 1900 ; cité d'ap. Guilliermond, Mangelot et Plantefol, *Traité de cytologie végétale*, 1932).
87. — Ein Beitrag zur Kenntnis von *Ceratophyllum submersum* (*Jahrb. f. wiss. Bot.*, 37, p. 477-526, 1902).
88. TACKHOLM (G.) et SODERBERG (E.). — Ueber die Pollenentwicklung bei *Cinnamomum* nebst Erörterungen über die phylogenetische Bedeutung des Pollentypus (*Ark. f. Bot.*, 15, p. 1-14, 1917).
89. TREUB (M.). — Recherches sur les Cycadées. 3. Embryogénie du *Cycas circinalis* (*Ann. Bot. de Buitenzorg*, 4, p. 1-11, 1884).
90. TUAN (Hsu-Chuan). — Unusual aspects of meiotic and postmeiotic, chromosomes of *Gasteria* (*Bot. Gaz.*, XCII, p. 45-65, 1931).
91. VAN TIEGEM (P. H.). — *Traité de Botanique*. Paris, 1891).
92. VARITCHAK (B.). — Contribution à l'étude du développement des Ascomycètes (*Le Botaniste*, sér. XXIII, 1931).
93. VERMOESEN (C.). — Contribution à l'étude de l'Ovule, du sac embryonnaire et de la fécondation dans les Angiospermes (*La Cellule*, t. XXVII, p. 115-162, 1911).
94. VESQUE (J.). — Développement du sac embryonnaire des Phanérogames angiospermes (*Ann. Sc. nat. Bot.*, 6, p. 237-285, 1877).
95. WEBBER (H. J.). — Peculiar structures occurring in the pollen tube of *Zamia* (*Bot. Gaz.*, v. XXIII, p. 453-459, 1897).
96. — The development of the antherozoids of *Zamia* (*Id.*, vol. XXIV, p. 16-12, 1897).
97. — Notes on the fecundation of *Zamia* and the pollen tube apparatus of *Ginkgo* (*Id.*, vol. XXIV, p. 225-235, 1897).
98. WILSON (E. B.). — The cell in development and heredity, 1928.
99. YAMANOUCHI (S.). — Einige Beobachtungen über die centrosomen in den Pollenmutterzellen von *Lilium longiflorum* (*Beitr. z. Centralb.*, X, p. 301-304, 1901).

PLANCHES HORS TEXTE

Nous avons employé l'objectif 1/15 et l'oculaire 6 de Stiassnie. Toutes les figures ont été dessinées à la chambre claire ; elles sont au même grossissement 1.700 $\times$, sauf les figures 10-17 de la planche II au 1.300 $\times$.

Nous n'avons pas dessiné en général les membranes des cellules, ni celles des grains de pollen, sur les figures.

PLANCHE I

Lonicera alpigena L.

FIG. 1-5. — Noyau au repos des cellules-mères définitives polliniques.

FIG. 1. — Cellule-mère définitive avec le centrosome-père auréolé au voisinage du noyau au repos (Nawaschin).

FIG. 2-5 (1). — Quatre cellules-mères définitives un peu plus âgées, montrant quatre stades successifs de la bipartition du centrosome-père au centre d'une auréole dans le voisinage du noyau quiescent : fig. 2, centrosome-père grossi ; fig. 3, centrosome-père allongé elliptique ; fig. 4, centrosome-père en haltère ; fig. 5, les deux centrosomes-fils formés, dans l'auréole primitive (Nawaschin).

FIG. 6-18. — 1^{re} mitose hétérotypique de cellules-mères polliniques.

FIG. 6-13 (2). — Stades successifs de la prophase hétérotypique, montrant le progrès de la migration des deux centrosomes-fils vers deux pôles nucléaires opposés ; chacun de ces centrosomes entouré d'une sphère claire avec une zone externe plus chromophile avant l'apparition des stries rayonnantes du noyau (fig. 6-11), et au milieu d'une seule auréole claire après l'apparition de ces stries (fig. 12 et 13) (Nawaschin).

FIG. 14. — Formation de la figure achromatique, avec deux centrosomes aux deux pôles de l'ébauche du fuseau (Nouveau fixateur).

FIG. 15. — Métaphase hétérotypique, avec deux centrosomes, sans asters, aux pôles du fuseau (Nawaschin).

FIG. 16. — Même phase, montrant les deux centrosomes avec deux asters (Id.).

FIG. 17. — Plaque équatoriale hétérotypique vue de face, montrant 16 chromosomes (Id.).

FIG. 18. — Anaphase hétérotypique, montrant deux centrosomes, aux pôles du fuseau, l'un avec aster, l'autre sans aster (Nouveau fixateur).

1 et 2. Voir tableau I, p. 24.

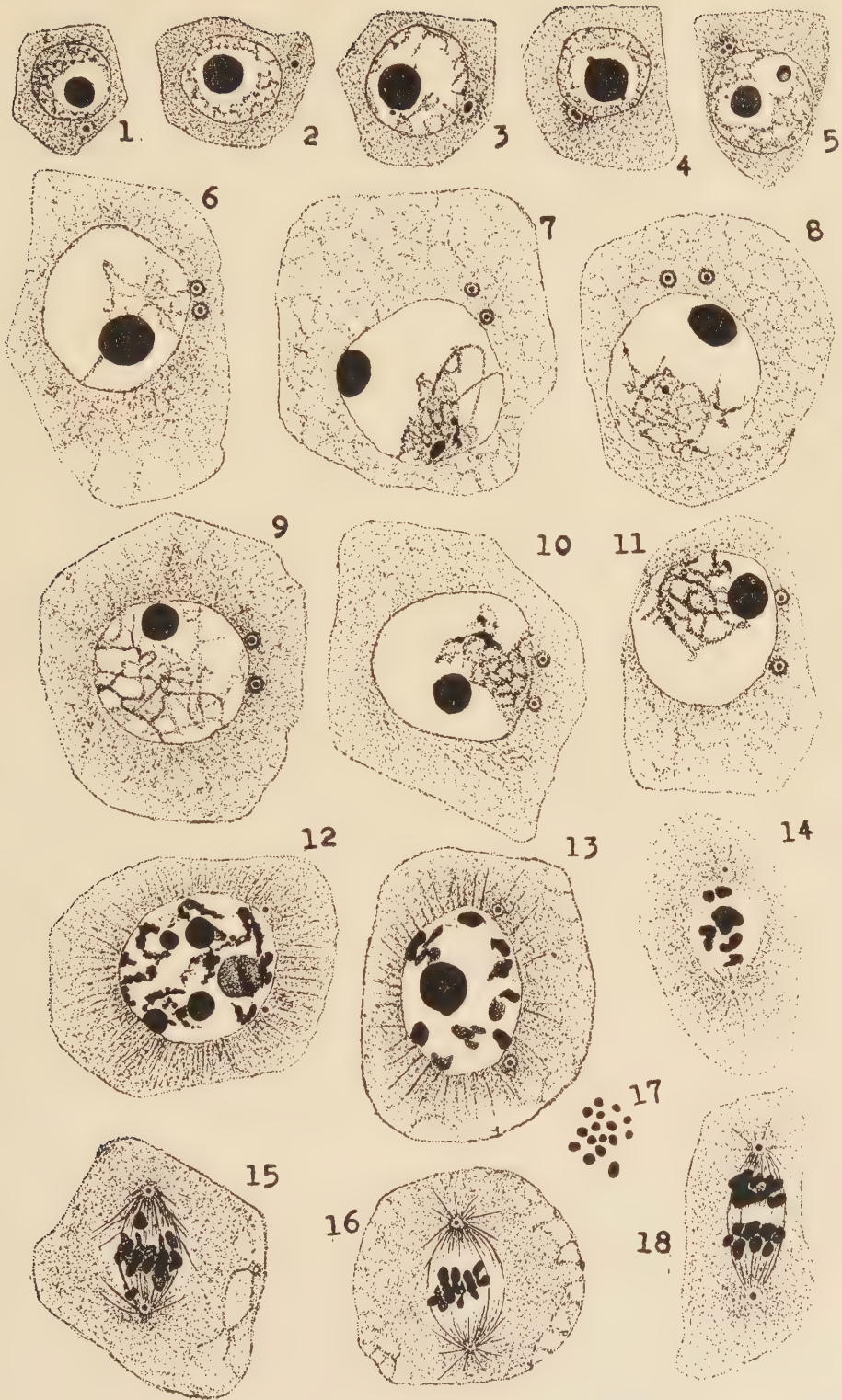


PLANCHE II

L. alpigena L.

FIG. 1-3. — Suite de la 1^{re} méiose.

FIG. 1. — Anaphase hétérotypique avec les asters manquant d'un centrosome (Nawaschin).

FIG. 2. — Fin de la même phase avec deux centrosomes (Nouveau fixateur).

FIG. 3. — Télophase hétérotypique, avec deux centrosomes grossis, prêts à se diviser pour présider à la seconde méiose (Nawaschin).

FIG. 4-8. — Seconde méiose des cellules-mères polliniques.

FIG. 4. — Prophase de la seconde méiose avec les centrosomes (Id.).

FIG. 5-7. — Trois stades successifs de méta-anaphase de la seconde méiose, avec les centrosomes chacun à l'extrémité des deux fuseaux-jumeaux (fig. 5, Nawaschin ; 6 et 7, nouveau fixateur).

FIG. 8. — Fin de la seconde méiose, quatre jeunes pollens formés, résultant des deux méioses d'une cellule-mère, chacun avec un centrosome auréolé au voisinage du noyau quiescent (Nawaschin).

FIG. 9-17. — Méiose dans les pollens (Id.).

FIG. 9. — Trois des quatre jeunes pollens un peu plus âgés, chacun avec deux petits centrosomes éloignés dans le voisinage de son noyau quiescent.

FIG. 10. — Pollen adulte, montrant deux centrosomes auréolés progressivement éloignés dans le voisinage du noyau prophasique.

FIG. 11. — Id., fin de la prophase, montrant 16 chromosomes et deux centrosomes aux pôles nucléaires.

FIG. 12. — Id., anaphase avec deux centrosomes auréolés aux deux pôles du fuseau.

FIG. 13. — Id., le noyau reproducteur (à gauche) et le noyau végétatif (à droite) formés, un centrosome auréolé au pôle externe de chacun de ces noyaux.

FIG. 14. — Cellule génératrice vue de face, prise d'un pollen, montrant un centrosome au centre d'une zone interne claire et d'une zone externe plus chromophile, dans le voisinage du noyau au repos.

FIG. 15. — Pollen vu de côté, montrant deux petits centrosomes auréolés au voisinage du noyau quiescent dans la cellule génératrice (en haut) ; et la cellule végétative (la grande).

FIG. 16. — Une partie d'un pollen vu de face, montrant deux centrosomes chacun au pôle externe de l'un des deux noyaux reproducteurs formés limités par une rupture cytoplasmique ; et une petite partie du noyau végétative (n. v.).

FIG. 17. — Pollen vu de côté, montrant deux noyaux reproducteurs aplatis semblant dans deux cellules génératrices (en haut), un centrosome auréolé visible, dans la cellule de la surface de ces dernières ; et la cellule végétative avec un noyau énorme.

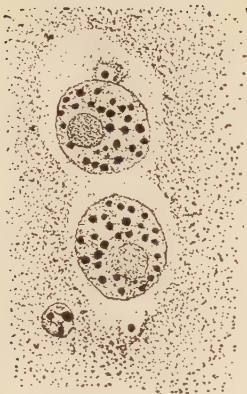


PLANCHE III

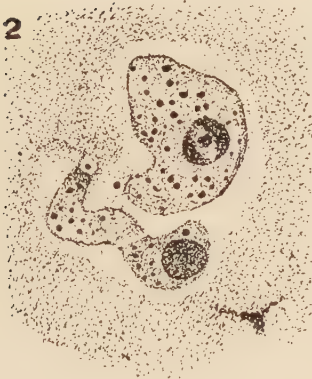
Lonicera alpigena.

- FIG. 1. — Une partie d'un boyau pollinique germé dans le milieu sucré montrant chacun des deux noyaux reproducteurs mâles entouré d'une auréole du cytoplasme claire, un centrosome dans le voisinage de chacun de ces noyaux, et une partie du noyau végétatif dégénéré (*nv*) dans le cytoplasme du boyau (Nawaschin).
- FIG. 2. — Id., montrant deux noyaux reproducteurs mâles allongés, l'un d'eux spiralé, un centrosome auprès de l'un des bouts de chacun de ces noyaux, et le noyau végétatif dégénéré ne laissant voir qu'une tache chromatique (*nv*) dans le cytoplasme du boyau (Id.).
- FIG. 3. — Id., les deux spermatozoïdes formés, l'un vermiforme avec trois spirales, l'autre en spirale mal prononcé ; le cytoplasme hyalin réduit en une couche entourant chacun de ces spermatozoïdes ; et le noyau végétatif détruit (Id.).
- FIG. 4. — Une partie du sac embryonnaire, montrant la fusion d'un spermatozoïde avec le noyau femelle de l'oosphère, un centrosome situé près du bec de ce corps mâle et le reste du tube pollinique (en noir) (Bouin).
- FIG. 5. — Id., montrant l'avance d'un spermatozoïde vers le noyau secondaire (Id.).
- FIG. 6. — Union du spermatozoïde (*ng*) avec le noyau secondaire du sac embryonnaire (Id.).

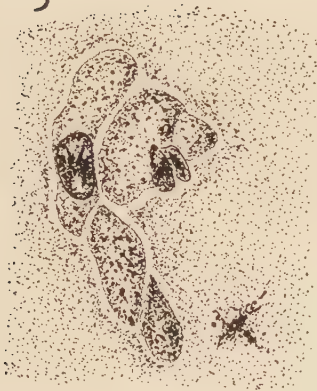
1



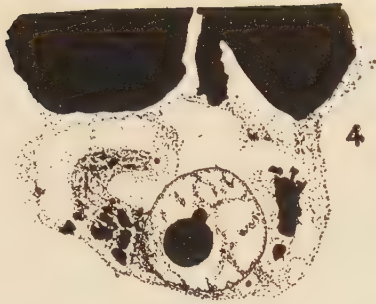
2



3



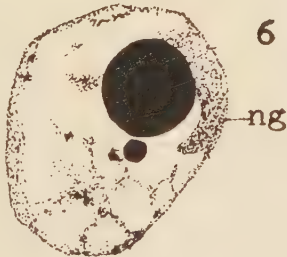
4



5



6



ng

PLANCHE IV

Lonicera myrtilloides.

- FIG. 1-6. — Noyau au repos des cellules-mères définitives polliniques.
- FIG. 1. — Cellule-mère définitive de jeune âge, avec le centrosome-père auréolé au voisinage du noyau au repos (Bouin).
- FIG. 2-6 (1). — Cinq cellules-mères de jeune âge, montrant les stades successifs de la bipartition du centrosome-père dans le cytoplasme ambiant du noyau quiescent (fig. 2, 3 et 6 : Bouin ; 4 et 5 : Nawaschin).
- FIG. 7-21. — 1^{re} méiose des cellules-mères polliniques.
- FIG. 7-14 et 16 (2). — Stades successifs de la prophase hétérotypique, montrant le processus de la migration des deux centrosomes-fils vers deux pôles nucléaires (fig. 9 : Bouin ; le reste : Nawaschin).
- FIG. 17. — Stade de la formation du fuseau de la 1^{re} méiose, les deux centrosomes auréolés occupant chacun l'un des deux pôles de la cavité nucléaire (Nawaschin).
- FIG. 18. — Métaphase hétérotypique, montrant le clivage des chromosomes, et deux centrosomes aux deux extrémités du fuseau (Id.).
- FIG. 19. — Anaphase hétérotypique, avec deux centrosomes aux deux points du fuseau (Bouin).
- FIG. 20. — Un groupe de neuf chromosomes de l'anaphase hétérotypique vue de face (Nawaschin).
- FIG. 21. — Télaphase hétérotypique, avec deux centrosomes, chacun au pôle externe des deux noyaux-fils (Id.).
- FIG. 22-25. — Seconde méiose des cellules-mères polliniques.
- FIG. 22. — Prophase de la 2^e méiose, le pôle externe de chacun des deux noyaux ayant deux centrosomes éloignés (Nawaschin).
- FIG. 23. — Formation des deux fuseaux-jumeaux, chaque extrémité étant occupée par un centrosome auréolé (Id.).
- FIG. 24. — Métaphase de 2^e méiose, montrant deux centrosomes aux points d'un fuseau (à gauche), et neuf chromosomes dans l'équateur de l'autre fuseau (à droite) vu de pôle (Bouin).
- FIG. 25. — Un groupe de neuf chromosomes, de l'anaphase de 2^e méiose, disposée en trois lignes (Nawaschin).

1 et 2. Voir tableau II, p. 36.

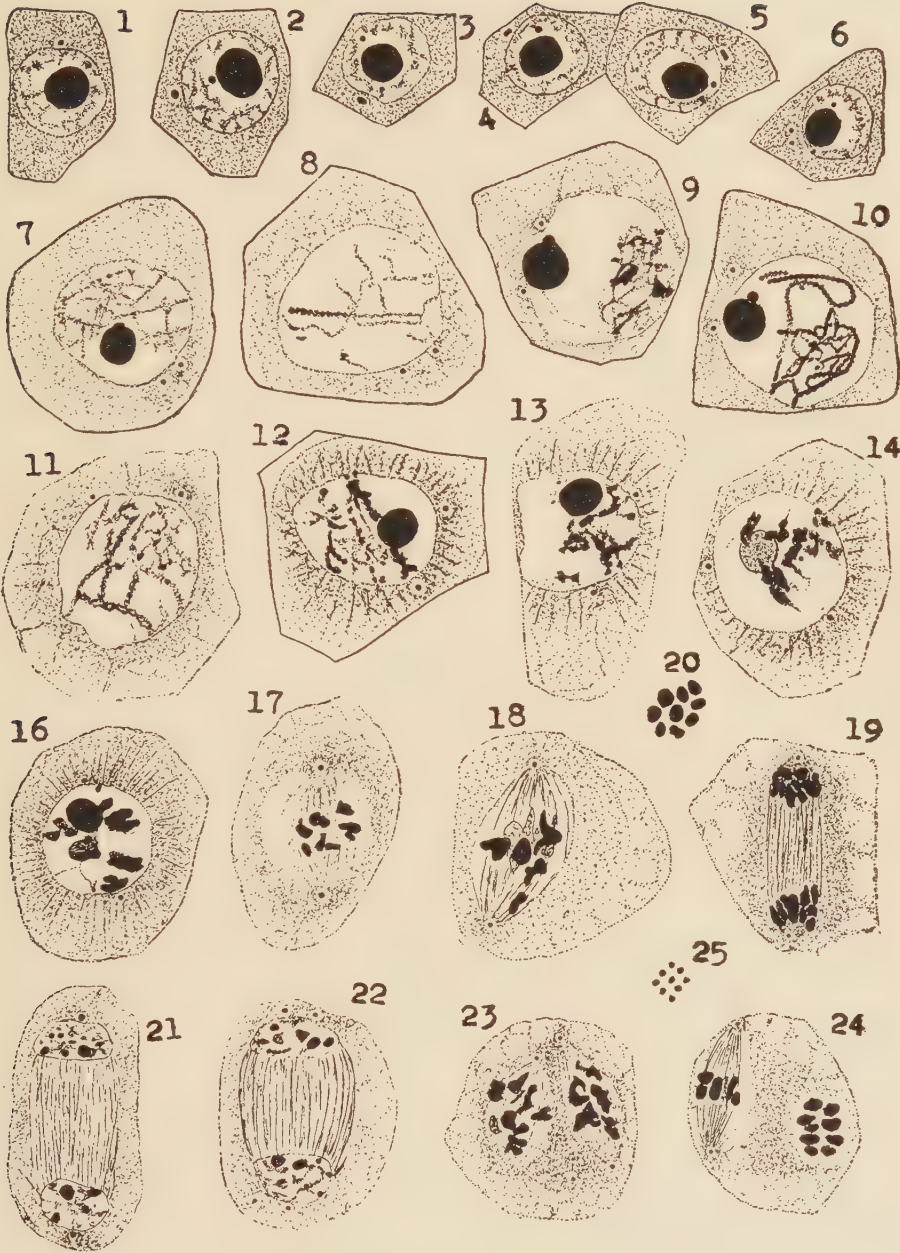


PLANCHE V

L. myrtilloides.

FIG. 1-8. — Pollens (Nawaschin).

FIG. 1. — Trois des quatre jeunes pollens formés, chacun avec un centrosome auréolé au voisinage du jeune noyau rayonné.

FIG. 2. — Jeune pollen un peu plus âgés, avec un centrosome auprès du noyau quiescent.

FIG. 3. — Jeune pollen plus âgé avec deux petits centrosomes éloignés dans le cytoplasme ambiant du noyau quiescent.

FIG. 4. — Prophase de la méiose dans un pollen adulte, avec deux centrosomes évidemment éloignés.

FIG. 5. — Fin de la même phase, avec deux centrosomes auréolés aux deux pôles nucléaires, l'un en face de l'autre.

FIG. 6. — Métaphase homotypique dans un pollen, montrant neuf chromosomes à l'équateur et deux centrosomes aux extrémités du fuseau.

FIG. 7. — Télophase dans un pollen, montrant les deux petits noyaux formés, entourés par le cytoplasme plus dense; dans ce cytoplasme l'un des centrosomes se trouvant normalement au pôle externe de l'un (en haut) de ces noyaux; le pôle externe de l'autre noyau touchant la périphérie cytoplasmique, en mettant l'autre centrosome au voisinage d'un côté latéral de ce noyau (en bas).

FIG. 8. — Pollen formé, avec un centrosome auréolé au voisinage du noyau dans la cellule génératrice (en bas); et un centrosome auréolé auprès du noyau dans la cellule, la grande, végétative.

FIG. 9-19. — Noyau au repos, et les méiotes des cellules-mères du sac embryonnaire.

FIG. 9. — Jeune cellule-mère du sac embryonnaire avec le centrosome-père auréolé au voisinage du noyau au repos (Nawaschin).

FIG. 10. — Cellule-mère du sac, un peu plus âgée, montrant le centrosome-père en haltère dans le voisinage du noyau quiescent (Bouin).

FIG. 11. — Cellule-mère du sac embryonnaire, plus âgée, montrant deux centrosomes-fils formés dans une même zone claire, près du noyau adulte (Nawaschin).

FIG. 12-14. — Trois stades successifs de la prophase hétérotypique des cellules-mères du sac embryonnaire, montrant le progrès de la migration des deux centrosomes-fils auréolés vers deux points opposés du noyau (Id.).

FIG. 15a et 15b. — Une cellule-mère du sac embryonnaire dans deux coupes, montrant les neuf chromosomes, chacun tortillé et l'arrivée aux deux pôles nucléaires des deux centrosomes-fils auréolés, l'un (15a) en face de l'autre (15b) (Bouin).

FIG. 16. — Télophase hétérotypique de la cellule-mère du sac embryonnaire, montrant les deux centrosomes, chacun au pôle externe de l'un des deux noyaux-fils, et une cloison entre ces noyaux (Nawaschini).

FIG. 17a et b, 18a et b, et 19a et b. — Trois phases successives de méiose homotypique, avec les centrosomes, des deux noyaux dans deux cellules superposées; fig. 17b, 18b et 19b étant les trois jeunes sacs embryonnaires (Id.).

FIG. 20-24. — Cellules somatiques (Nawaschin).

FIG. 20. — Cellule somatique, avec le centrosome au voisinage du noyau au repos.

FIG. 21-24. — Quatre phases successives de la division somatique, avec les centrosomes.

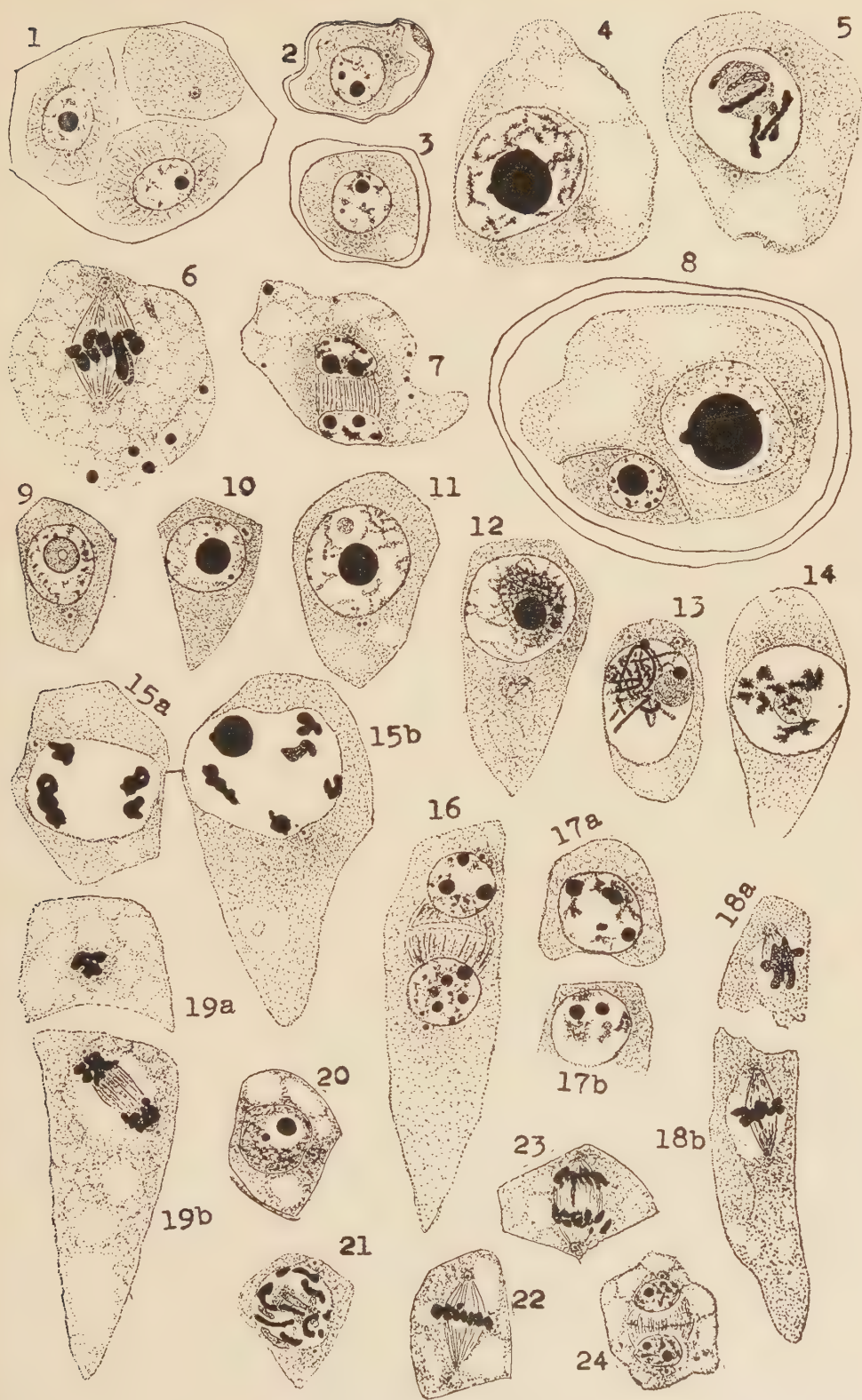


PLANCHE VI

Lonicera Xylosteum, *L. Glehnii* et *L. Periclymenum*.

FIG. 1-9. — Pollens du *L. Xylosteum* (Nawaschin).

FIG. 1. — Jeune pollen, avec le centrosome auréolé au voisinage du noyau au repos.

FIG. 2 et 3. — Deux jeunes pollens, montrant la bipartition du centrosome auprès du noyau quiescent.

FIG. 4. — Jeune pollen plus âgé, avec deux petits centrosomes éloignés dans le voisinage du noyau quiescent.

FIG. 5-8. — Quatre pollens adultes, montrant quatre phases successives de la méiose du noyau pollinique, avec les centrosomes auréolés.

FIG. 9. — Pollen, montrant un centrosome au pôle externe du noyau reproducteur (en haut), et un centrosome au pôle externe du noyau végétatif (le grand).

FIG. 10. — Métaphase somatique du *L. Xylosteum*, avec centrosomes.

FIG. 11-19. — 1^{re} méiose des cellules-mères polliniques du *L. Glehnii* (Nawaschin).

FIG. 11-14. — Stades successifs de la prophase hétérotypique, montrant la migration des deux centrosomes vers deux pôles nucléaires.

FIG. 15-18. — Stades successifs de la méta-anaphase hétérotypique, montrant les deux centrosomes auréolés aux extrémités du fuseau.

FIG. 19. — Télophase avec deux centrosomes auréolés, chacun au pôle externe de chaque noyau-fils.

FIG. 20 et 21. — Prophase et métaphase de la 1^{re} méiose des cellules-mères polliniques de *L. Periclymenum*, avec les centrosomes auréolés (Nawaschin).

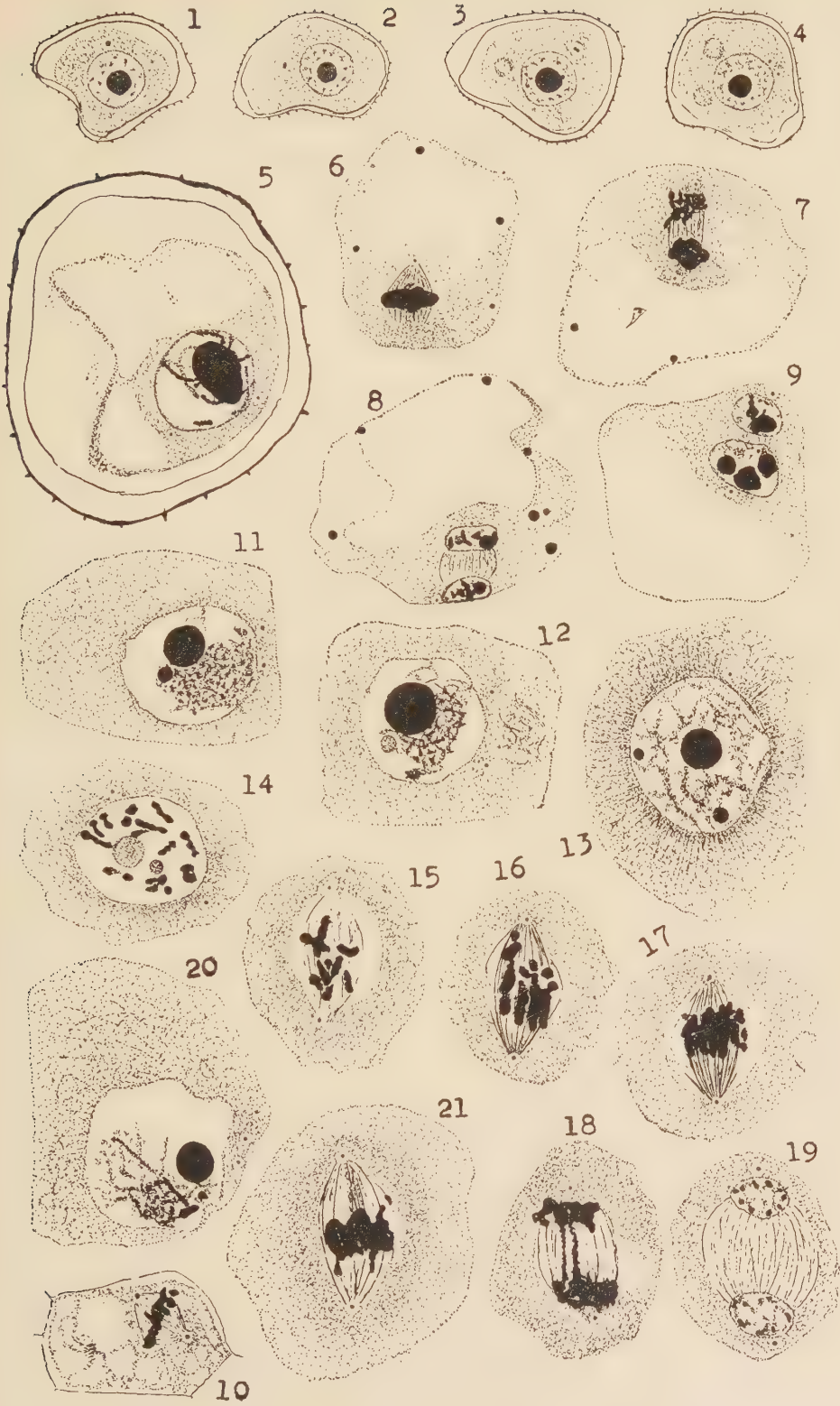


PLANCHE VII

Lonicera Xylosteum.

- FIG. 1. — Spermatozoïde vermiforme en S, trouvé dans un sac embryonnaire (Nawaschin).
- FIG. 2. — Deux spermatozoïdes en spirales, trouvés dans un sac embryonnaire (Id.).
- FIG. 3. — Sommet du sac embryonnaire, montrant un spermatozoïde en tire-bouchon auprès du noyau femelle de l'oosphère, et les deux noyaux des deux Synergides déformés (Id.).
- FIG. 4. — Union du spermatozoïde avec le noyau secondaire (Id.).

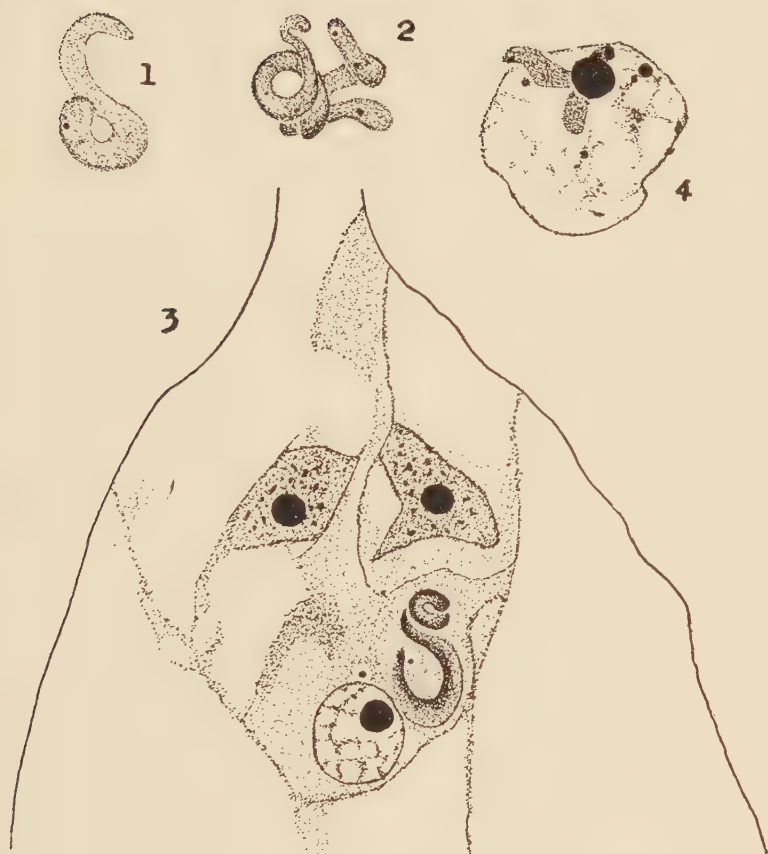


PLANCHE VIII

Viburnus Tinus.

- FIG. 1-9. — 1^{re} et 2^e méioses des cellules-mères polliniques (Nawaschin).
FIG. 1. — Début de la prophase hétérotypique, montrant les fins filaments nucléaires.
FIG. 2. — Synapsis, montrant le tortillage des filaments nucléaires.
FIG. 3. — Vers la fin de prophase hétérotypique : des chaînes fermées de chromosomes.
FIG. 4. — Fin de la prophase hétérotypique : les chromosomes reliés deux par deux.
FIG. 5. — Métaphase hétérotypique, montrant les extrémités du fuseau nues et pointues.
FIG. 6. — Plaque équatoriale vue de face, montrant 18 chromosomes.
FIG. 7. — Même stade, montrant 16 des 18 chromosomes dans le fuseau, et deux autres aux deux pôles du fuseau.
FIG. 8. — Même stade, avec deux granules inconnus aux points du fuseau.
FIG. 9. — Métaphase de seconde méiose : l'un (à droite) des deux fuseaux-jumeaux vu de face, montrant 18 chromosomes chacun en clivage.
FIG. 10-14. — Stades successifs de la division somatique (Nawaschin).
FIG. 15a et 15b. — Deux groupes chromosomiques, pris de l'anaphase d'une cellule somatique, ayant chacun 36 chromosomes (Id.).



DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Formation de la membrane dans les cellules végétales.

La double fécondation chez les Angiospermes.

Vu et approuvé :

Paris, le 2 février 1934.

Le Doyen de la Faculté des Sciences

CH. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
Préface.....	3
Introduction.....	5
Technique.....	7

PREMIÈRE PARTIE

Etude de la caryocinèse.

I. — Division réductrice dans les cellules-mères du pollen et division du noyau du pollen dans les <i>Lonicera</i> et <i>Viburnum Tinus</i>	15
1. <i>Lonicera</i>	16
2. <i>Viburnum Tinus</i>	41
II. — Division réductrice dans les cellules-mères du sac embryonnaire chez le <i>Lonicera myrtilloides</i>	43
III. — Division somatique	46
Résumé de la première partie.....	48

DEUXIÈME PARTIE

Etude de la spermatogénèse et de la fécondation chez les *Lonicera alpigena* et *L. Xylosteum*.

I. <i>L. alpigena</i>	51
II. <i>L. Xylosteum</i>	55
Résumé de la deuxième partie.....	58
Discussion sur la présence de centrosomes dans les <i>Lonicera</i>	60
Conclusions	63
Bibliographie	64
Planches hors texte	69

